THALIACEA: SALPIDAE

GRACIELA B. ESNAL

Morfología. Caracteres de importancia sistemática

Descripciones morfológicas detalladas de salpas pueden encontrarse en los tratados clásicos de zoología tales como Bronns, Grassé o Kükenthal y Krumbach, por lo que el tema se tratará aquí en forma abreviada.

Son tunicados pelágicos que presentan dos tipos de individuos en el ciclo de vida: los oozooides y los blastozooides. Los primeros son formas solitarias, que producen por brotación a los segundos, unidos en cadenas. Estos se reproducirán sexualmente, cerrando el ciclo.

Anatomía del Oozooide (fig. 257a)

El cuerpo, cuyo tamaño oscila entre 1 y 10 cm, es aproximadamente cilíndrico y está cubierto por la túnica transparente que suele presentar prolongaciones laterales o caudales, surcos, crestas y protuberancias espinosas de posición variada útiles en la identificación de las especies. En el extremo anterior se abre el sifón inhalante (o bucal), y en el posterior el exhalante (o cloacal), cuyos orificios se encuentran, en general, desplazados hacia la región dorsal.

El sifón bucal, o boca, es una hendidura transversal con dos labios (dorsal y ventral), cada uno de los cuales presenta un repliegue interno transversal o velo. El labio inferior está, generalmente, más desarrollado que el superior. La boca comunica con una amplia cavidad faríngea que ocupa la mitad anterior y ventral del cuerpo del animal. La mitad posterior, y dorsal, corresponde a la cloaca, o cavidad atrial, que se abre al exterior por el sifón cloacal, también provisto de dos labios con velo. Las cavidades faríngea y cloacal se superponen según un plano inclinado desde la región ántero-dorsal a la póstero-ventral. El contacto de ambas cavidades en este plano oblicuo determina un tabique branquial doble. Este tabique presenta dos grandes orificios laterales, de modo que la faringe y la cloaca se comunican ampliamente, no pudiéndose establecer un límite entre ellas. Lo único que subsiste del tabique branquial es una barra situada en el plano sagital.

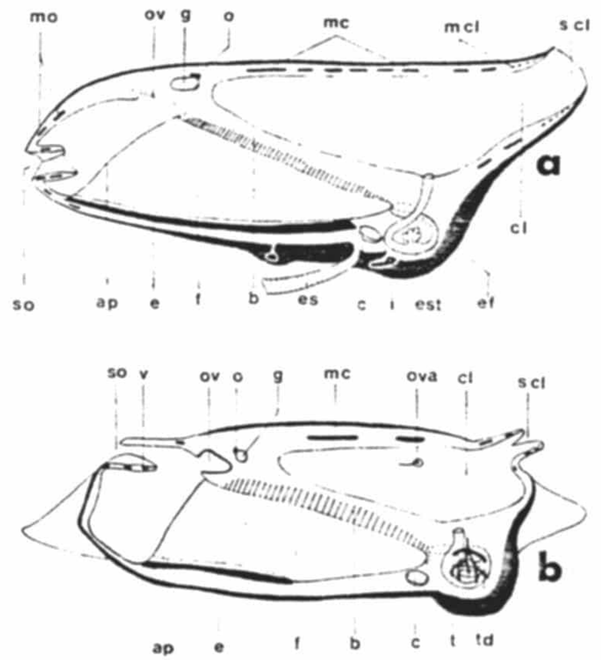


Fig. 257. Esquema de la anatomía de una salpa.

a) Oozooide; b) Blastozooide; ap) Arcos pericoronales; b) Branquia; c) Corazón; cl) Cloaca; e) Endostilo; ef) Esófago; es) Estolón; est) Estómago; f) Faringe; g) Ganglio; i) Intestino; mc) Músculos del cuerpo; mcl) Músculos cloacales; mo) Músculos orales; o) Ojo; ov) Órgano vibrátil; ova) Ovario; scl) Sifón cloacal; so) Sifón oral; t) Testículo; v) Velo.

(Según Ihle, 1935).

Longitudinalmente, en el piso de la faringe, corre el endostilo, constituyendo un surco profundo que termina ciego en ambos extremos. Desde el extremo anterior del endostilo parten, con dirección dorso-lateral, por las paredes de la faringe, dos hileras de células glandulares que constituyen los arcos pericoronales, que se reúnen dorsalmente en la proximidad del extremo anterior de la barra branquial.

Desde la extremidad posterior del endostilo parte una cresta ciliada que sigue por la línea medio-sagital hasta la desembocadura del esófago, situada a la derecha del ángulo formado por la base de la barra branquial. El asa digestiva comprende el esófago, el estómago y el intestino, que desemboca dorsalmente en la pared cloacal. El estómago está más o menos dilatado y presenta dos ciegos simples o digitados. En la base del ciego izquierdo o ventral desembocan dos glándulas pilóricas que se ramifican en la superficie del intestino. Exceptuando el género *Cyclosalpa,* en el cual el tubo digestivo es recto o sólo curvado, en el resto de las salpas forma, generalmente, una masa compacta, globulosa, llamada núcleo, que contiene, además, al corazón y al estolón que por brotación originará los blastozooides. El corazón es una vesícula abierta en los dos extremos, de modo que la sangre circula por cavidades o senos. El sentido de la circulación es reversible.

El sistema nervioso comprende un ganglio cerebroide, situado en la región dorsal, por delante de la unión de los dos arcos pericoronales, del cual parten muchos nervios periféricos (16 a 75, según las especies) dirigidos, por grupos, a los diferentes órganos del cuerpo. Los órganos de los sentidos están representados por un ojo, incorporado al ganglio cerebroide, y un órgano vibrátil. El ojo es un engrosamiento de la pared dorsal del ganglio, en forma de herradura con la concavidad dirigida hacia adelante. Su función es incierta, pudiéndose tratar de un órgano de equilibrio. Este ojo principal puede estar acompañado de otros más rudimentarios. El órgano vibrátil, o foseta ciliada, se forma a partir del esbozo neural que origina al cerebro, pero se encuentra separado de éste en el adulto, situándose más adelante y abriéndose en la faringe. Su función se desconoce, probablemente sea quimio-sensorial. Por debajo del ganglio cerebroide se encuentran una o dos glándulas neurales que se abren en la faringe (se forman por inflexión del epitelio faríngeo). Su función también se desconoce.

En la pared del cuerpo, aplicadas contra la cara interna de la epidermis, se destacan las bandas musculares transversales estriadas, cuyo número, forma, disposición y cantidad de fibras por banda varían según la especie, y en las dos formas (oozooides y blastozooides) de la misma especie, constituyendo los caracteres morfológicos fundamentales en la taxonomía. Las bandas musculares pueden formar anillos completos o, como ocurre en la mayoría de los casos, estar interrumpidas en la región ventral. Excepcionalmente, la interrupción ocurre también en el dorso, de modo que constituyen arcos laterales. En general, las bandas se fusionan parcialmente, por grupos. Existe, además, una musculatura propia de los sifones, de disposición más compleja, cuyas características tienen importancia sistemática. Se acostumbra designar a las bandas musculares del cuerpo con números romanos, pero la distinción entre éstas y los músculos sifonales no es fácil, ya que se pasa gradualmente de unos a otros. Convencionalmente se considera músculo I (MI) al que sigue al llamado "músculo intermediario", banda arqueada que pertenece al sistema bucal. El último músculo del cuerpo sería el que pasa al nivel del núcleo (o del estómago).

Las salpas presentan órganos luminiscentes situados, en algunos casos, en el núcleo abdominal, y en otros (*Cyclosalpa*) dorsalmente a lo largo del cuerpo. Su morfología y posición se utilizan en la sistemática. Probablemente se trate de órganos hematopoyéticos. La luminiscencia se debe a la presencia de bacterias fosforescentes.

No se habían mencionado órganos particulares de excreción en salpas, hasta que Heron (1976) describió un conducto que conecta el sistema circulatorio con el exterior, por el que se eliminarían unas células especiales cargadas con cristales, probablemente de ácido úrico (ver p. 796).

El oozooide se reproduce asexualmente, formándose los nuevos individuos (blastozooides) por brotación a partir de un estolón blastogenético. Este aparece en forma de una hernia en la región ventral de la faringe, por encima del núcleo, y crece ya sea en línea recta o rodeando en espiral al núcleo, dentro de una cavidad de la túnica, saliendo al exterior por un orificio.

Anatomía del blastozooide

(fig. 257b)

Los blastozooides tienen la estructura general de los oozooides, aunque más simplificada. Son, en general, más pequeños, con forma ovoide o fusiforme. Generalmente son asimétricos. La túnica presenta papilas que mantienen unidos entre sí a los individuos de una misma cadena. La disposición de tales pedúnculos de unión tiene importancia sistemática. El número de bandas musculares es menor que en los oozooides correspondientes. El endostilo y la barra branquial son más cortos. El sistema nervioso está más reducido pero, por el contrario, los ojos son más complejos. La estructura de los mismos ha sido estudiada detalladamente por Metcalf (1918).

La diferencia fundamental con respecto a los oozooides está dada por la ausencia del estolón blastogenético y la presencia, en cambio, de órganos genitales y de embriones vivíparos. Son hermafroditas. Poseen un testículo, a menudo bilobulado o digitado, que se ubica contra el asa digestiva. El canal deferente desemboca en el piso de la cloaca, cerca del ano. El ovario, también único, se sitúa sobre la pared de la cloaca, entre el núcleo y el sifón cloacal. Contiene, en general, un solo oocito, pero puede haber más (de 3 a 7). Su estructura es complicada (ver Brien, 1948a).

Biología

Reproducción y desarrollo

Presentan alternancia de generaciones. La generación asexual está representada por el oozooide, solitario, que se origina a partir de la cigota. Este individuo produce un estolón blastogenético que sufre estrobilación formándose los blastozooides en hileras y por grupos, siendo el grupo más viejo el situado en el extremo distal. Cada grupo o generación comprende un número de blastozooides variable según las especies (40-65 en *Thalia democratica,* 200-250 en *Weelia cylindrica*). Cuando en la extremidad distal del estolón los blastozooides de una misma generación llegan a su desarrollo completo, el grupo se desprende, pero los individuos que lo componen permanecen unidos en cadena, flotando en la superficie y desplazándose por la actividad de cada uno de ellos. En el género *Cyclosalpa* las cadenas también comienzan siendo lineales, pero luego un pequeño grupo de blastozooides (no más de 14), se reúnen formando un círculo, unidos en el centro del mismo por prolongaciones de sus túnicas que se disponen como los rayos de una rueda.

Los blastozooides son sexuados, hermafroditas. Generalmente son protoginos, formándose los espermatozoides posteriormente a la maduración del huevo y siendo evacuados cuando el embrión se encuentra ya en estado avanzado. El huevo es fecundado en el ovario, o sea dentro del cuerpo del blastozooide. Según las observaciones de Leloup (1929) sobre *Salpa fusiformis,* esta fecundación se produce apenas la joven cadena de blastozooides es liberada, proveniendo los espermatozoides de otra cadena.

El desarrollo embrionario es complejo; el huevo evoluciona en el mismo lugar dando un oozooide, el cual, una vez liberado, recomenzará el ciclo.

El lector interesado en conocer más detalles sobre la blastogénesis y el desarrollo embrionario puede consultar a Brien, 1948a.

Alimentación: mecanismos

La actividad de las bandas musculares es responsable del mantenimiento de una corriente de agua, portadora de alimento, que penetra por la boca y sale por el sifón cloacal. La salida del agua provoca, al mismo tiempo, un efecto de retropropulsión y el animal avanza. La contrac-

ción de los músculos, que comprime la faringe y el atrio impulsando al agua hacia afuera, es antagonizada por la túnica, restaurándose la forma cilíndrica con la consiguiente entrada de agua en el cuerpo. O sea que, a diferencia del resto de los taliáceos (pirosómidos y doliólidos) y de las ascidias, que utilizan la acción de cilias para movilizar el agua, las salpas nadan y se alimentan simultáneamente usando bombeo muscular. Carlisle (1950) y Fedele (1933a, b) observaron la existencia de dos tipos distintos de ritmo de alimentación, "lento" y "rápido", dependiendo del grado de contracción de los músculos. Como resultado, la alimentación de tipo lento estaría acompañada de un desplazamiento lento del animal. En este caso sólo una pequeña porción del agua contenida dentro de la faringe y el atrio se descargaría en cada contracción. Este tipo de alimentación estaría asociado con la escasez de partículas de alimento en el cuerpo de agua. En cambio, si el alimento es abundante, las contracciones serían más completas y se pasaría a un ritmo rápido de alimentación, con una mayor circulación de agua dentro del cuerpo y un desplazamiento más veloz del animal (Barrington, 1965). Como se ha visto anteriormente, las hendiduras branquiales están reducidas a un par de grandes aberturas, una a cada lado de la barra branquial mediana, de modo que no puede existir una acción de filtro por parte de la pared faríngea, como ocurre en otros tunicados. La secreción producida por las células del endostilo pasa hacia adelante, hacia los arcos pericoronales, desde los cuales es barrida hacia atrás formando una red cónica de cordones mucosos que atrapan las partículas de alimento. Este material es dirigido hacia el esófago por la acción de cilias que se encuentran a ambos lados de la barra branquial. Carlisle (1950) observó que esta red mucosa sólo se forma si el ritmo de alimentación es "rápido", no así cuando el ritmo es "lento" en que sólo aparecen unas bandas de mucus aisladas. Madin (1974) realizó observaciones en el mar, buceando, y llegó a la conclusión de que tal ritmo "lento" sería un artefacto debido al confinamiento en un acuario y al procedimiento de marcado, no existiendo en condiciones naturales. Madin, utilizando un pomo plástico, dispersó una suspensión de carmín frente a las salpas en movimiento, observando su pasaje dentro de la faringe gracias a la transparencia del cuerpo. Las partículas eran filtradas, marcando la red mucosa que, de otro modo, resultaba invisible. En el transcurso de estos experimentos no se observó una selección cualitativa de las partículas. En algunos casos las de mayor tamaño (≥ 1 mm) no penetraban en la abertura inhalante debido a la turbulencia creada por los labios, pero en otras ocasiones lo hacían normalmente. Aparentemente, la única restricción está dada por el diámetro de la abertura esofágica. El examen de la materia fecal confirma esta falta de selectividad, encontrándose partículas de tamaño variable entre menos de 0,001 y 1 mm.

Excreción

Heron (1976) llamó la atención, por primera vez, sobre la presencia en las salpas de órganos que evacúan productos de excreción cristalinos, probablemente ácido úrico. Depósitos de ácido úrico aparecen también en los tunicados sésiles, pero no son evacuados. La presencia de este producto de excreción no parece conferir ninguna ventaja fisiológica ni ecológica ya que los tunicados, como la mayoría de los invertebrados marinos, siendo isotónicos con respecto al agua de mar, no tienen problemas osmóticos, y excretan libremente amoníaco por difusión (Goodbody, 1957). Heron (*loc. cit.*) supone que la aparición de ácido úrico como producto del metabolismo de los ácidos nucleicos se debe a una deficiencia enzimática, y el hecho de que sea evacuado en los tunicados pelágicos, a diferencia de los sésiles en que forma depósitos, se habría seleccionado debido al efecto luminoso de estos cristales que confieren colores brillantes por reflexión de la luz. Este efecto visual sería una desventaja para un animal planctónico del tamaño de una salpa, ya que lo haría más vulnerable a predadores que localizan visualmente a su presa, como peces, decápodos, y otros.

Distribución

Las salpas son organismos típicamente pelágicos que presentan una distribución horizontal muy

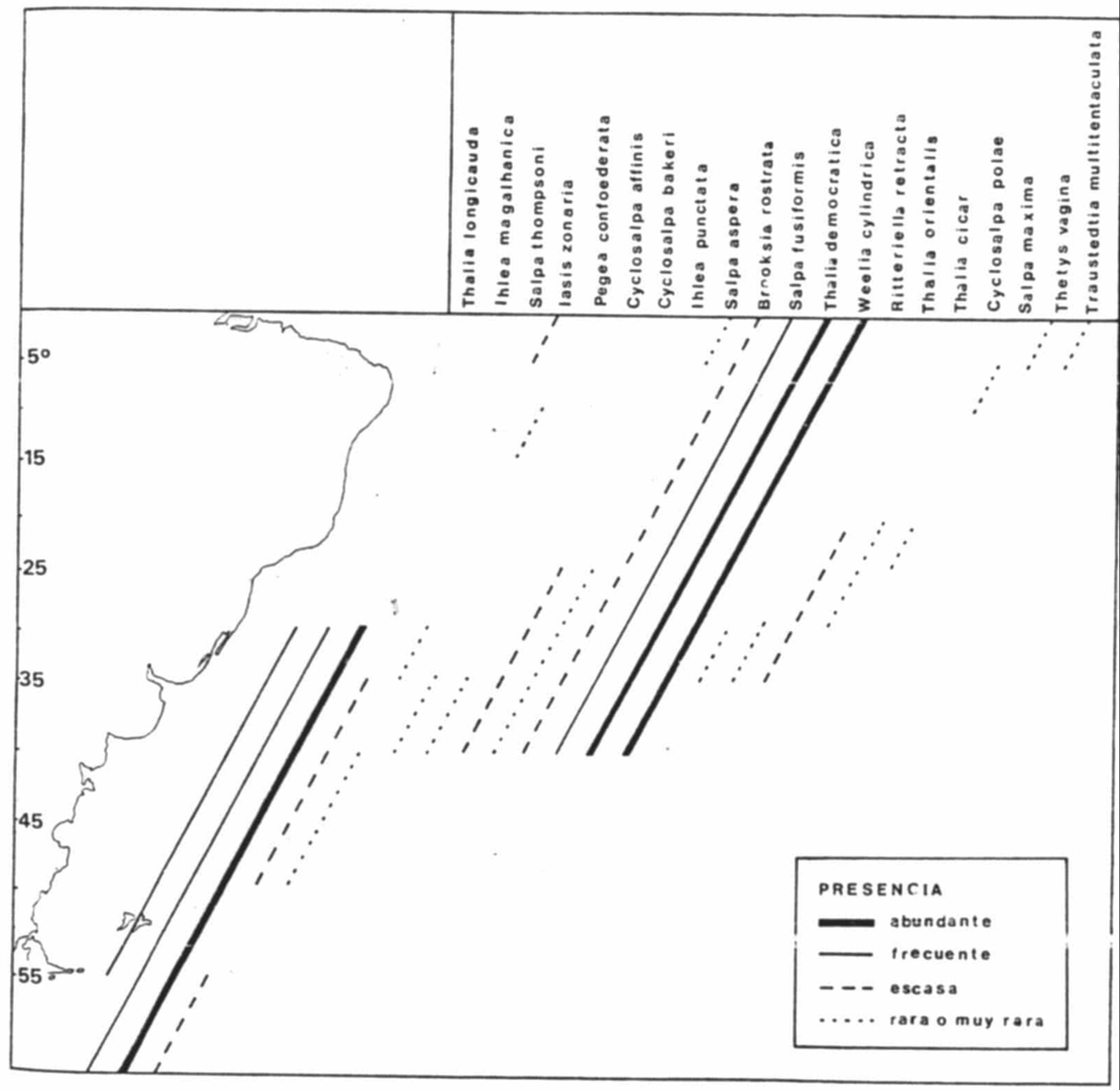


Fig. 258. Distribución latitudinal de las especies de Salpidae en el Atlántico Sudoccidental. (De Esnal, 1978a).

amplia. Se las encuentra en todos los oceános pero no llegan al Artico. La distribución vertical parece estar restringida principalmente a la capa eufótica. La mayor parte de las especies ha sido citada en los tres océanos, pero existen grupos con distribución más restringida. Uno de estos grupos comprende especies que podrían clasificarse como estenotérminas termófilas, ya que estarían limitadas a las áreas tropicales de los oceanos Indico y Pacífico (Soest, 1975b). Existen casos de distribución aún más restringida, como el de *Cyclosalpa strongylenteron,* que sólo ha sido citada en dos oportunidades en el Pacífico oriental tropical (Berner 1955, Esnal 1976).

Unas pocas especies son claramente criófilas. Entre éstas, sólo dos son exclusivamente antárticas: *Ihlea racovitzai,* que presenta una distribución circumpolar (Foxton, 1971), y *Salpa gerlachei,* que estaría restringida al sector Antártico Pacífico (Foxton, 1961). *Salpa thompsoni,* muy común en los mares antárticos y con una distribución circumpolar, presenta una mayor tolerancia al ascenso de la temperatura extendiéndose hacia el norte, hacia aguas subantárticas, siendo el límite de su distribución la convergencia subtropical (Foxton, 1961). *Ihlea magalhanica* sería una especie euritérmica criófila circumpolar que, según Foxton (1971), se encontraría limitada a una zona que abarca unos 10° a 12° de latitud atravesando la convergencia subtropical-subantártica. Por lo tanto, se hallaría en las aguas subtropicales situadas más hacia el sur y, en consecuencia, más frías, y en las subantárticas de más bajas latitudes y, por lo tanto, más cálidas. Resta mencionar en este grupo a *Thalia longicauda,* característica de aguas subantárticas, pero hasta el momento sólo citada en el Atlántico y en el Indico. Según Soest (1975b) existiría una barrera faunística al sur de Australia que impide su expansión hacia el Pacífico.

En la figura 258 se muestra la distribución de las especies citadas en el Atlántico Sudoccidental. Este esquema es provisorio ya que algunas especies no están aún bien estudiadas, y de otras sólo existen unas pocas citas. Además, en las pp. 802-803 se hace un detalle de las áreas en que fueron halladas.

Soest (1975b) menciona un grupo de 15 especies que clasifica como euritérmicas de amplia distribución en los tres océanos (desde 60°N a 50°S). De estas especies, 13 han sido citadas en el Atlántico Sudoccidental y de ellas, de acuerdo a los datos disponibles, sólo *Iasis zonaria* tendría tan amplia distribución en el área (Esnal, 1976, 1978a). *Brooksia rostrata, Salpa fusiformis* y *Thalia democratica* parecerían estar limitadas en su expansión hacia el sur por la convergencia subtropical-subantártica. El resto, en general, no aparece al sur de la convergencia, pero los datos disponibles son muy escasos. *Ihlea punctata* es poco frecuente, y *Cyclosalpa polae, C. bakeri, Pegea confoederata, Ritteriella retracta, Salpa aspera, S. maxima, Thalia orientalis* y *Thetys vagina* son raras. Soest (1975b) considera otro grupo de 10 especies también distribuidas en los tres océanos, pero con una euritermia más restringida (limitadas entre 40-45°N y 35°S). De éstas sólo cuatro han sido citadas en el Atlántico Sudoccidental, dos de ellas en una sola ocasión: *Cyclosalpa affinis* (Amor, 1966a) y *Traustedtia multitentaculata* (Apstein, 1894a). De las otras dos *Weelia cylindrica* es muy frecuente en las áreas tropicales y subtropicales, extendiéndose hasta la zona de convergencia, y *Thalia cicar* ha sido encontrada recientemente, por primera vez, a lo largo de las costas de Brasil hasta las proximidades del Río de La Plata (Esnal, 1978a). Esta especie ha sido creada recientemente por Soest (1973a), diferenciándola de *Thalia democratica,* y es muy frecuente y abundante en el Caribe y Golfo de México (Esnal, 1978b).

Utilidad e importancia

Situación en las redes tróficas

La importancia de las salpas en la ecología trófica del plancton ha sido, en general, desestimada, concentrándose la atención principalmente en los crustáceos del zooplancton. Sin embargo, recientes trabajos (Harbison y Gilmer, 1976; Heron, 1972a, b; Madin, 1974) muestran que esta posición debe ser seriamente reconsiderada. El alto ritmo de filtración que presentan, combinado con su capacidad de retener partículas extremadamente pequeñas que los organismos que se alimentan con la ayuda de apéndices setosos como los copépodos serían incapaces de retener (Jórgensen, 1966), sugiere que las salpas se encuentran entre los más importantes consumidores de nanoplancton en el ambiente pelágico. La dieta incluye, principalmente, cocolitofóridos, diatomeas, radiolarios, foraminíferos, tintínidos y flagelados.

Harbison y Gilmer (1976) midieron el ritmo de filtración de varias especies de salpas y calcularon que un blastozooide de *Pegea confoederata* de 50 mm de longitud representa un impacto sobre el fitoplancton equivalente al de, por lo menos, 450 copépodos calanoideos de gran tamaño. Señalaron que tal impacto puede ser muy importante, inclusive en áreas donde las salpas no parecen ser abundantes. Se basan sobre el hecho de que la distribución en cadenas aisladas (que pueden contener más de 200 individuos), hace que la probabilidad de colectar una de estas cadenas, o una porción de ella, en una muestra de plancton, sea mucho menor que si la distribución fuera al azar. Piensan que los muestreos que permiten obtener una cantidad representativa de copépodos no son suficientes para obtener una muestra representativa de salpas, por lo que es necesario mejorar las estrategias de recolección.

La abundancia de las salpas y sus "floraciones" son bien conocidas. Berner (1967a), menciona una floración de *Thalia democratica* al sur de California, en 1950, que cubría 3500 millas cuadradas con una densidad promedio de 275 individuos/m^3 hasta 70 m de profundidad. Observaciones semejantes con respecto a esta especie fueron hechas por Thompson (1948) y Sheard (1965), en Australia. Este fenómeno pudo ser correlacionado con floraciones de algas (Humphrey, 1963). Heron (1972a, b) ha mostrado que *Thalia democratia* tiene uno de los más altos ritmos de crecimiento individual y poblacional conocido entre los metazoos, catalogándola como una especie colonizadora. Silver (1975) las consideró un ejemplo de organismos oportunistas, capaces de aumentar grandemente su densidad sólo en presencia de altas concentraciones de fitoplancton o en ausencia de competidores.

Fraser (1962) señaló el efecto devastador que pueden ejercer las salpas consumiendo todo el fitoplancton disponible, privando así a otros herbívoros. El material que ingieren sólo es parcialmente digerido. Madin (1974) mencionó que es común encontrar en la materia fecal células con los cloroplastos intactos, apoyando la sugerencia de Fedele (1933b) en el sentido de que esta aglutinación en partículas fecales de la materia ingerida aceleraría la sedimentación del fitoplancton y del microzooplancton. Estas aglutinaciones pueden también ser explotadas como fuente de alimento concentrado por organismos bentónicos o pelágicos (Alldredge, 1972).

Con respecto a la relación con niveles tróficos superiores, las salpas sufren predación por parte de varios invertebrados, peces, y aves. Entre los primeros se pueden mencionar hidromedusas del género *Aequorea* y ctenóforos del género *Lampetia* (Hamner *et. al.,* 1976). Copépodos juveniles del género *Sapphirina* penetran en la cavidad faríngea de las salpas y comen, desde el interior, los tejidos del cuerpo (Heron, 1969). Entre los peces, se ha citado la presencia de salpas en el contenido intestinal del bacalao, la sardina y el atún, pero sólo en algunos casos constituirían la dieta principal del "pez volador" en Barbados (Hall, 1955), "pez de arena" (*sablefish*) al sur de California (Farris y Ford, 1967) y dos especies del "smelt" (género *Osmerus*) (Cailliet, 1972). Foxton (1966) ha destacado la gran importancia de las salpas en la dieta del albatros en los mares antárticos.

Indicadores hidrológicos

Existen muchas citas en la bibliografía sobre el empleo de salpas como indicadores de masas de agua en diferentes regiones del océano. Limitándonos al Atlántico Sudoccidental, se pueden mencionar los trabajos de Foxton (1961, 1971), Amor (1966a, b, 1969), Esnal (1968, 1970a, c, 1972b, 1978a).

Métodos de estudio

La gran mayoría de los estudios realizados sobre sálpidos se han hecho sobre material colectado con redes de zooplancton standard, manejadas también en forma standard. Sin embargo, si se quieren evitar al máximo los riesgos de rotura de los ejemplares, en general frágiles, es conveniente regular la velocidad de arrastre de las redes (ver p. 101). El mejor fijador es una solución de formaldehido al 4 por ciento en agua de mar. En cuanto a la conservación, Foxton (1961) menciona que ejemplares del grupo *Salpa fusiformis* observados en vivo y pocos minutos después de la fijación con formaldehido fueron mantenidos en ese medio y reexaminados 8 años después, sin observarse mayores alteraciones. Sin embargo, Tokioka (1976), recomienda preservar el material (previa fijación en formaldehido) en una solución de etanol al 70 por ciento, que evita que los tejidos se ablanden, permitiendo su estudio aún después de 40 años de conservación.

El examen detallado de los ejemplares puede facilitarse con la ayuda de colorantes acuosos tales como el rosa de Bengala (Berner, 1954) que tiñe los músculos; el azul de toluidina (Yount, 1954) que colorea la túnica en rosa y los tejidos del cuerpo en varios tonos de azul; el azul de metileno (Foxton, 1961) que destaca las esculturas de la túnica; o el reactivo de Flemming (Braconnot, 1973). Foxton (1965) propone un método para facilitar el estudio de aquellas especies con una túnica muy blanda, cuyo aspecto achatado y deforme luego de la fijación hace muy difícil la observación detallada de la musculatura, sobre todo la de los sifones. Consiste en la introducción de una solución 0,1 por ciento de rosa de Bengala en la cavidad del cuerpo, por la abertura oral, utilizando una pipeta, hasta que la musculatura se tiña fuertemente de rosa. Luego el ejemplar debe transferirse con una cuchara perforada (elemento que se aconseja usar siempre para manipular las salpas) a un recipiente con agua, para lavar el exceso de colorante. Seguidamente se inyecta nuevamente por el sifón bucal agar fundido, el cual solidifica en contacto con el agua fría, obstruyendo la abertura atrial. Gradualmente se introduce más agar hasta llenar la cavidad, de modo de restaurar la forma que el cuerpo tiene en vida, cuando dicha cavidad se llena de agua. El ejemplar debe volverse a colocar en formaldehido para su preservación y para evitar la proliferación de bacterias en el agar. Este tratamiento facilita el manipuleo y el estudio de la disposición de los músculos, convirtiendo a las salpas en un mejor objeto fotográfico. El método presenta algunas desventajas tales como que el colorante acuoso no es permanente y el color de la musculatura se pierde luego de dos o tres meses. Foxton menciona haber intentado usar colorantes alcohólicos sin éxito, debido al efecto de deshidratación. Por otro lado, el agar no puede ser extraído del cuerpo sin que éste sea considerablemente dañado.

Un microscopio estereoscópico de bajo poder es, en general, suficiente para el estudio de los ejemplares, siendo incluso posible (salvo en individuos muy pequeños) contar el número de fibras musculares por banda. El panorama puede mejorarse, sobre todo las fotografías, utilizando el condensador de campo oscuro diseñado por Heron (1969).

Braconnot (1973) ha puesto a punto técnicas fotográficas que le han permitido obtener excelentes resultados con material *in vivo*.

Madin (1974) ha realizado interesantes observaciones sobre individuos vivos, en el mar, buceando (ver p. 11). Una forma de asegurar la obtención de animales intactos, con el fin de realizar experiencias de fisiología en cultivo, es capturarlos bajo el agua, individualmente, con recipientes apropiados (Harbison y Gilmer, 1976; Madin y Harbison, 1976; ver p. 11).

Reseña histórica y estado actual del conocimiento de los sálpidos

La primera descripción de una salpa data de 1756 (Browne), existiendo 25 citas anteriores a 1850 (*cf.* Braconnot, 1973). Estas citas están ligadas, principalmente, a los nombres de Cuvier, Chamisso, Forskål y Krohn. Entonces se consideraba a las salpas, así como al resto de los tunicados, emparentadas con los moluscos, y entre éstos se las clasificaba. Le cupo al ilustre embriólogo ruso Kowalevsky (1867, 1871) el mérito de aclarar la posición de los tunicados en el conjunto de los metazoos, con la demostración sorprendente de que se trataba de cordados. Las investigaciones de Kowalevsky fueron efectuadas sobre ascidias, y sus descubrimientos causaron una revolución entre los zoólogos, suscitando búsquedas embriológicas entusiastas y fecundas. De esta época datan los trabajos que sentaron las bases de los estudios embriológicos en salpas. Pueden mencionarse los nombres de Brooks, Korotneff, Salensky y, ya en este siglo, Berrill y Brien.

Durante la segunda mitad del siglo pasado y los comienzos del presente se escribieron, además, obras fundamentales sobre morfología y taxonomía ligadas a los nombres de Apstein, Herdman, Huxley, Ihle, Metcalf, Ritter, Sewell, Stiasny, Streiff, Traustedt, y Vogt. Se pueden agregar, ya al promediar el siglo, los trabajos de Berner, Fraser, Thompson, Tokioka y Yount. En estas obras puede encontrarse, además de descripciones anatómicas detalladas, información sobre la distribución, ya que muchas de ellas están basadas sobre material proveniente de las grandes expediciones como la del "Challenger" (Herdman, 1888a); la "Plankton-Expedition" (Apstein, 1894a); la "Tiefsee-Expedition", a bordo del "Valdivia" (Apstein, 1906a); la "Südpolar-Expedition" (Apstein, 1906b); y la "Siboga-Expedition" (Ihle, 1910).

Entre las aportaciones más recientes al conocimiento del ciclo de vida de algunas especies, se encuentran las de Braconnot (1963) en *Thalia democratica;* Foxton (1966) en *Salpa thompsoni* y *S. gerlachei;* Sawicki (1966) en *S. fusiformis* y *S. aspera;* y, en los últimos años, los importantes trabajos de Heron (1972a y b) sobre crecimiento individual y dinámica de poblaciones en *Thalia democratica.*

Los primeros trabajos en que se estudió la relación entre la biología de los sálpidos y los parámetros ambientales se deben a Michael (1918) y, muchos años después, Yount (1958). A partir de entonces, los diferentes investigadores vienen encarando, de una u otra forma, estos problemas. Entre los autores que abordaron aspectos ecológicos puede destacarse a Bary y a Fraser.

Con respecto a estudios de tipo fisiológico, ya se ha hecho referencia a las contribuciones sobre la fisiología de la nutrición (p. 795) que traen aparejadas un replanteamiento sobre la importancia ecológica de los sálpidos.

Las últimas aportaciones a la taxonomía del grupo se deben a Foxton, Kashkina y Soest.

En cuanto al Atlántico Sudoccidental, además de los trabajos realizados sobre material de algunas de las expediciones ya mencionadas, se pueden agregar los de Amor, Caldwell, Esnal, Krüger y Tavares.

Clasificación de Salpidae. Distribución de las especies en el Atlántico Sudoccidental

La denominación de Thaliacea para la clase que agrupa a sálpidos, doliólidos y pirosómidos se debe a van der Hoeven (1850). Uljanin (1884) definió la subclase Desmomyaria que comprende a la familia Salpidae (Traustedt, 1885).

La sistemática de este grupo fue muy confusa en sus comienzos. Sucedió, con alta frecuencia, que se dieran diferentes nombres específicos a la forma solitaria y agregada de un mismo ciclo de vida. Por ejemplo, Cuvier (1804b) llamó *Salpa fusiformis* al blastozooide de esta especie, mientras que Chamisso (1819) llamó *S. runcinata* al oozooide. Fue justamente el trabajo de Chamisso el que permitió comprender que las dos formas eran distintos estados en el ciclo de vida de una misma especie (*cf.* Foxton, 1961). Esto dio lugar a una nomenclatura binomial, ya que los dos nombres se unieron por un guión: *Salpa runcinata-fusiformis* Chamisso-Cuvier, dando prioridad al correspondiente al oozooide (Herdman, 1888b; Krohn, 1846; Traustedt, 1885). Con buen criterio, Ritter (1905) consideró que el primer nombre cronológico debía ser el que tenía prioridad, y el nombre específico pasó a ser en el caso de este ejemplo, *S. fusiformis-runcinata* Cuvier-Chamisso. La nomenclatura moderna obvió el segundo nombre y la especie pasó a llamarse *S. fusiformis* Cuvier.

Metcalf (1918), en su importante estudio taxonómico sobre la familia Salpidae, consideró un solo género: *Salpa* Forskal, 1775, subdividido

en 10 subgéneros, de cuyos nombres 6 provenían de autores precedentes (*Cyclosalpa, Iasis, Pegea, Salpa, Thalia* y *Thetys*), y el resto eran nuevos (*Apsteinia, Brooksia, Ritteria* y *Traustedtia*). En 1919, por razones de prioridad, reemplazó el nombre de *Ritteria* por *Ritteriella* y *Apsteinia* por *Ihlea.*

Ihle e Ihle-Landenberg (1933) elevaron estos subgéneros a nivel genérico, agregando el género *Metcalfina* para la especie *Salpa hexagona* Quoy y Gaimard, 1824.

Yount (195-) creó las subfamilias Cyclosalpinae y Salpinae. Agregó, además, los géneros *Helicosalpa* Todaro, 1902, para *Cyclosalpa virgula* Vogt, 1854 y *C. komaii* Ihle e Ihle-Landenberg, 1936; y *Weelia* gen. nov. para *Salpa cylindrica* Cuvier, 1804. A partir de aquí quedaron sentadas las bases fundamentales de la clasificación usada en el presente, agregándose luego algunas especies (Berner, 1955; Foxton, 1961, 1971; Soest, 1973a y b, 1974a y b, 1975a).

A continuación se detallan, por orden alfabético, las especies citadas en el Atlántico Sudoccidental, agrupadas en las respectivas subfamilias que son caracterizadas brevemente siguiendo a Yount, 1954. Luego de cada nombre específico se indica: 1) La ilustración correspondiente; 2) Referencias bibliográficas con descripciones y/o ilustraciones de la especie; 3) Las áreas del Atlántico Sudoccidental donde fue hallada (fig. 142); y 4) Una observación general acerca de la distribución mundial conocida o supuesta. Todas las especies se incluyen en la clave de determinación (p. 803).

Phylum CHORDATA
Clase Thaliacea van der Hoeven, 1850
Subclase DESMOMYARIA Uljanin, 1884
Familia SALPIDAE Traustedt, 1885
Subfamilia CYCLOSALPINAE Yount, 1954

En el oozoide el intestino acompaña a la barra branquial en la mayor parte de su recorrido. Presencia de órganos luminosos. En el blastozooide el intestino nunca forma un núcleo compacto, puede ser alargado como en el oozooide, o formar un lazo. Los individuos se unen entre sí por un pedúnculo único.

Cyclosalpa affinis (Chamisso, 1819)/ 259-1/ Yount, 1954/5e/Termófila cosmopolita.

Cyclosalpa bakeri Ritter, 1905/ 259-2/ Esnal, 1970c/5d-f/Euritérmica? cosmopolita.

Cyclosalpa polae Sigl, 1912/259-3/Soest, 1974a/7e 8, 8f/Euritérmica? cosmopolita.

Subfamilia SALPINAE Yount, 1954

El intestino, en ambas formas, es más o menos compacto, formando un núcleo. No hay órganos luminosos. En el blastozooide hay dos o más pedúnculos de unión en cada individuo.

Brooksia rostrata (Traustedt, 1893)/259-4/ Soest, 1975a/5d-f; 6, 6e; 7, 7e-f; 8, 8f; 11h; 12, 12g/Euritérmica? cosmopolita.

Iasis zonaria (Pallas, 1774)/259-5/Esnal, 1976/1; 3f-h; 4d; 5, 5d-e, 5h; 12g/Euritérmica cosmopolita.

Ihlea magalhanica (Apstein, 1894)/25 -6/ Foxton, 1971/2, 2b-c, 2g-h; 3, 3c; 5d 6e/ Criófila subantártica.

Ihlea punctata (Forskål, 1775)/259-7/Yount, 1954/5d-e; 6e; 7e-f/Euritérmica? cosmopolita.

Pegea confoederata (Forskål, 1775)/259-8/ Soest, 1974b/3d; 4d; 6f; 6i; 10g/Euritérmica? cosmopolita.

Ritteriella retracta (Ritter, 1906)/259-9/ Soest, 1974b/6e/Euritérmica? cosmopolita.

Salpa aspera Chamisso, 1819/259-10/Foxton, 1961/5d; 6, 6e 7h; 12h/Euritérmica? cosmopolita.

Salpa fusiformis Cuvier, 18(4/259-11/Foxton, 1961 / 5, 5d-f, 5h; 6, 6e, g-h; 7e-g; 8, 8f; 9g; 10g; 11h; 12h/Eur térmica? cosmopolita.

Salpa maxima Forskål, 1775/259-12/Soest, 1974b/8; 11i/Euritérmica? cosmopolita.

Salpa thompsoni Foxton, 1961/259-13/Foxton, 1961/1, 1a-i, 2, 2b-h, 3c-f; 4c-g; 5d-e; 6/Criófila subantártica.

Thalia cicar van Soest, 1973/259-14/Soest, 1973a/6, 6e, 7, 7e, 7f; 8/Termófila cosmopolita.

Thalia democratica (Forskål, 1775)/259-15/ Soest, 1973a/ 5d-f; 6, 6e, 6h; 7, 7e-f; 8, 8f-g; 9g; 10g; 11h; 12g-h/Euritérmica? cosmopolita.

Thalia longicauda (Quoy y Gaimard, 1824)/ 259-16/Godeaux, 1967/2; 3c; 4d-e; 5d-f; 6, 6e-f/Criófila subantártica.

Thalia orientalis Tokioka, 1937/259-17/Soest, 1973a/6g-h/Euritérmica? cosmopolita.

Thetys vagina Tilesius, 1802/259-18/Yount, 1954/12i/Euritérmica? cosmopolita.

Traustedtia multitentaculata (Quoy y Gaimard, 1824)/259-19/Yount, 1954/12g/Termófila? cosmopolita.

Weelia cylindrica (Cuvier, 1804)/259-20/ Yount, 1954/5, 5d-e, 6, 6e, 6h; 7, 7e-f; 8f-g; 9, 9g; 10g-h; 12, 12h-i/Termófila cosmopolita.

Clave de determinación

1) Con gónadas, estolón ausente, huevos y embriones generalmente presentes, uno o más pedúnculos de unión (forma agregada o blastozooide) ..... (21
1A) Sin gónadas, estolón generalmente presente, pedúnculos de unión ausentes (forma solitaria u oozooide) ..... (2
2) Intestino acompaña a la branquia en la mayor parte de su recorrido, no hay músculos longitudinales ventrales ..... (3
2A) Intestino no acompaña la branquia ..... (5
3) Músculos longitudinales dorsales ausentes, sin órganos luminosos: **Cyclosalpa affinis** (fig. 259-1).
3A) Músculos longitudinales dorsales presentes ..... (4
4) Sólo un músculo longitudinal dorsal originado por fusión completa del músculo VI; 5 pares de órganos luminosos situados entre M I-VII:**Cyclosalpa polae** (fig. 259-3).
4A) Dos músculos longitudinales dorsales, 6 pares de órganos luminosos: **Cyclosalpa bakeri** (fig. 259-2).
5) Presencia de una proyección anterior a la boca, con aspecto de trompa, que lleva 2 pares de músculos longitudinales: **Brooksia rostrata** (fig. 259-4).
5A) Sin tal proyección ..... (6
6) Músculos del cuerpo interrumpidos dorsalmente ..... (7
6A) Músculos del cuerpo continuos dorsalmente ..... (8
7) Con dos largas proyecciones póstero-laterales; superficie de la túnica espinosa: **Thetys vagina** (fig. 259-18).
7A) Sin tales proyecciones; superficia lisa: **Iasis zonaria** (fig. 259-5).
8) Algunos de los músculos del cuerpo forman anillos completos ..... (9
8A) Todos los músculos del cuerpo interrumpidos ventralmente ..... (14
9) Presencia de músculos longitudinales laterales localizados internamente con respecto al resto de los músculos del cuerpo: **Ihlea punctata** (fig. 259-7).
9A) Sin esas características. ..... (10
10) Con dos proyecciones posteriores largas a cada lado del cuerpo ..... (11
10A) Sin tales proyecciones: **Ihlea magalhanica** (fig. 259-6).
11) Músculos del cuerpo fusionados en dos grupos (I-III y IV-V) dorsalmente; presencia de palpos atriales y proyecciones medio-ventrales ..... (12

11A) Músculos del cuerpo paralelos dorsalmente; sin palpos atriales ni proyecciones medioventrales: **Thalia longicauda** (fig. 259-16).
12) Palpos atriales simples y rectos; superficie de la túnica lisa (excepto las prolongaciones y bordes de los sifones): **Thalia democratica** (fig. 259-15).
12A) Palpos atriales bifurcados ..... (13
13) Superficie de la túnica con espinas muy delicadas; sin proyecciones laterales: **Thalia orientalis** (fig. 259-17).
13A) Superficie de la túnica lisa: con proyecciones laterales: **Thalia cicar** (fig. 259-14).
14) Intestino no forma un núcleo sino que se extiende hacia la región posterior en línea recta. Asociado con el intestino, a su izquierda, hay un órgano hematopoyético: **Ritteriella retracta** (fig. 259-9).
14A) Intestino enroscado, formando un núcleo ..... (15
15) Proyecciones de la túnica en forma de tentáculos. Cinco músculos en el cuerpo: **Traustedtia multitentaculata** (fig. 259-19).
15A) Sin tales proyecciones ..... (16
16) Sólo 4 músculos en el cuerpo: **Pegea confoederata** (fig. 259-8).
16A) Más de 4 músculos en el cuerpo ..... (17
17) Todos los músculos del cuerpo paralelos dorsalmente: **Salpa maxima** (fig. 259-12).
17A) Algunos músculos con disposición no paralela ..... (18
18) M I-IV convergiendo formando un grupo: **Weelia cylindrica** (fig. 259-20).
18A) M I-III agrupados dorsalmente..... (19
19) M VIII-IX fusionados en la región media dorsal..... (20
19A) M VIII-IX aproximados pero no fusionados en la región media dorsal: **Salpa aspera** (fig. 259-10).
20) Superficie de la túnica espinosa: **Salpa thompsoni** (fig. 259-13).
20A) Superficie lisa: **Salpa fusiformis** (fig. 259-11).
21) Sólo un pedúnculo de unión en el que se continúan los músculos del cuerpo ..... (22
21A) Presencia de dos o más pedúnculos de unión, no musculares. El intestino enroscado formando un núcleo ..... (24
22) Músculos del cuerpo con disposición simétrica ..... (23
22A) Músculos del cuerpo con disposición asimétrica; presencia de dos proyecciones posteriores conteniendo el testículo y un ciego: **Cyclosalpa bakeri** (fig. 259-2).
23) Un par de órganos luminosos laterales entre M II-III; M III-IV fusionados en la línea media dorsal: **Cyclosalpa polae** (fig. 259-3).
23A) Sin órganos luminosos. Todos los músculos están separados dorsalmente: **Cyclosalpa affinis** (fig. 259-1).
24) Músculos del cuerpo asimétricos, algunos forman anillos completos ..... (25
24A) Ninguno de los músculos del cuerpo forma anillos completos..... (26
25) Músculos del cuerpo fusionados formando un único grupo tanto dorsal como ventralmente: **Brooksia rostrata** (fig. 259-4).
25A) Los músculos del cuerpo no forman una sola unidad ni dorsal ni ventralmente. M I-III fusionados en la línea media dorsal; M V bifurcado: **Ihlea magalhanica** (fig. 259-6).
26) Todos los músculos del cuerpo interrumpidos dorsalmente: **Thetys vagina** (fig. 259-18).
26A) Algunos o todos los músculos del cuerpo continuos dorsalmente ..... (27
27) M I interrumpido dorsalmente: **Iasis zonaria** (fig. 259-5).
27A) M I continuo dorsalmente ..... (28
28) Cuatro pedúnculos de unión ubicados simétricamente: **Pegea confoederata** (fig. 259-8).
28A) Pedúnculos de unión asimétricos o no se proyectan fuera de los límites de la túnica ..... (29
29) Presencia de un par de tentáculos largos pósterolaterales: **Traustedtia multitentaculata** (fig. 259-19).
29A) Sin tales tentáculos ..... (30

30) Las barras transversales de la branquia están juntas dorsalmente, pero se reducen en ancho, aguzándose, hacia la región ventral donde están, en consecuencia, separadas: **Weelia cylindrica** (fig. 259-20).
30A) La branquia no presenta estas características..... (31
31) Músculos del cuerpo asimétricos. M II se extiende ventralmente sobrepasando el endostilo, para terminar entre M V y VI del lado opuesto: **Ihlea punctata** (fig. 259-7).
31A) Músculos del cuerpo con disposición aproximadamente simétrica..... (32
32) Presencia de una proyección aguzada en ambos extremos del cuerpo, lo que motiva un aspecto general fusiforme. Seis músculos en el cuerpo arreglados en dos grupos (I-IV y V-VI) que se tocan o fusionan en la región media dorsal ..... (33
32A) Forma general ovalada, puede aguzarse en la región posterior. Cinco músculos en el cuerpo..... (37
33) Proyección posterior del cuerpo más larga que la anterior. La fusión de los M I y II se extiende desde la parte media dorsal hacia las áreas laterales: **Ritteriella retracta** (fig. 259-9).
33A) Ambas proyecciones del cuerpo de tamaño equivalente. M I y II fusionados en la parte media dorsal solamente ..... (34
34) M IV y V se acercan lateralmente sin tocarse..... (35
34A) M IV y V fusionados lateralmente..... (36
35) M I-IV fuertemente fusionados en la línea media dorsal. Proyecciones anterior y posterior del cuerpo espinosas: **Salpa aspera** (fig. 259-10).
35A) M II y III sólo se tocan en la línea media dorsal (M I y II se fusionan al igual que M III y IV). Superficie de la túnica lisa: **Salpa maxima** (fig. 259-12).
36) Superficie de la túnica espinosa: **Salpa thompsoni** (fig. 259-13).
36A) Superficie de la túnica lisa: **Salpa fusiformis** (fig. 259-11).
37) Número de fibras musculares en M I-V: 29-38: **Thalia longicauda** (fig. 259-16).
37A) Número de fibras musculares en M I-V: 15-17 ..... (38
38) Parte posterior del cuerpo redondeada: **Thalia cicar*** (fig. 259-14).
38A) Parte posterior aguzada ..... (39
39) Los pedúnculos de unión anteriores no sobresalen del límite de la túnica: **Thalia democratica*** (fig. 259-15).
39A) Los pedúnculos de unión anteriores sobresalen del límite de la túnica: **Thalia orientalis*** (fig. 259-17).

* Las características mencionadas para la diferenciación son las utilizadas por van Soest (1973a), pero es necesario aclarar que la distinción entre blastozooides de estas tres especies es muy dificultosa.

Fig. 259.
Thaliacea: Salpidae.

(Ver referencias en p. 808).

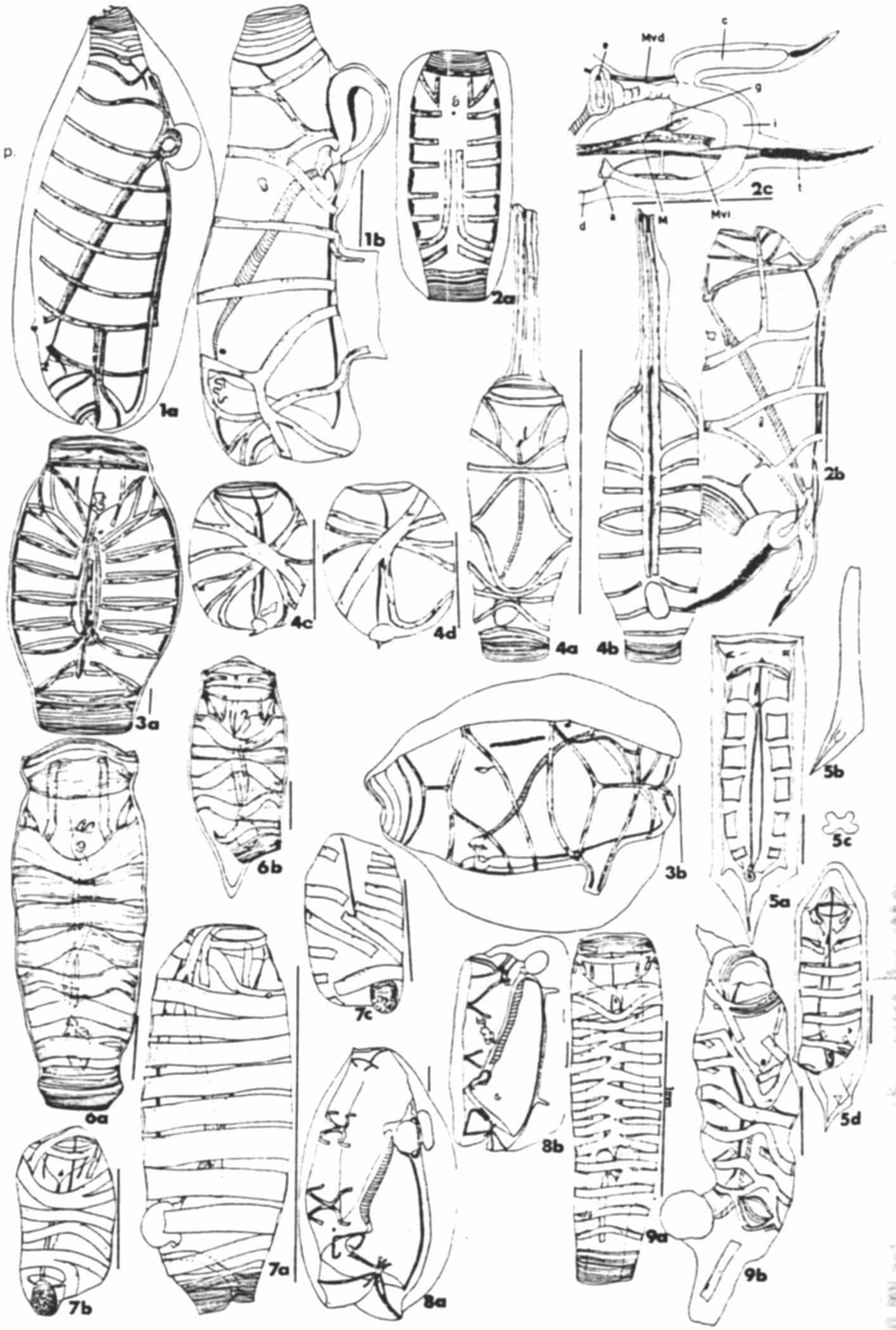
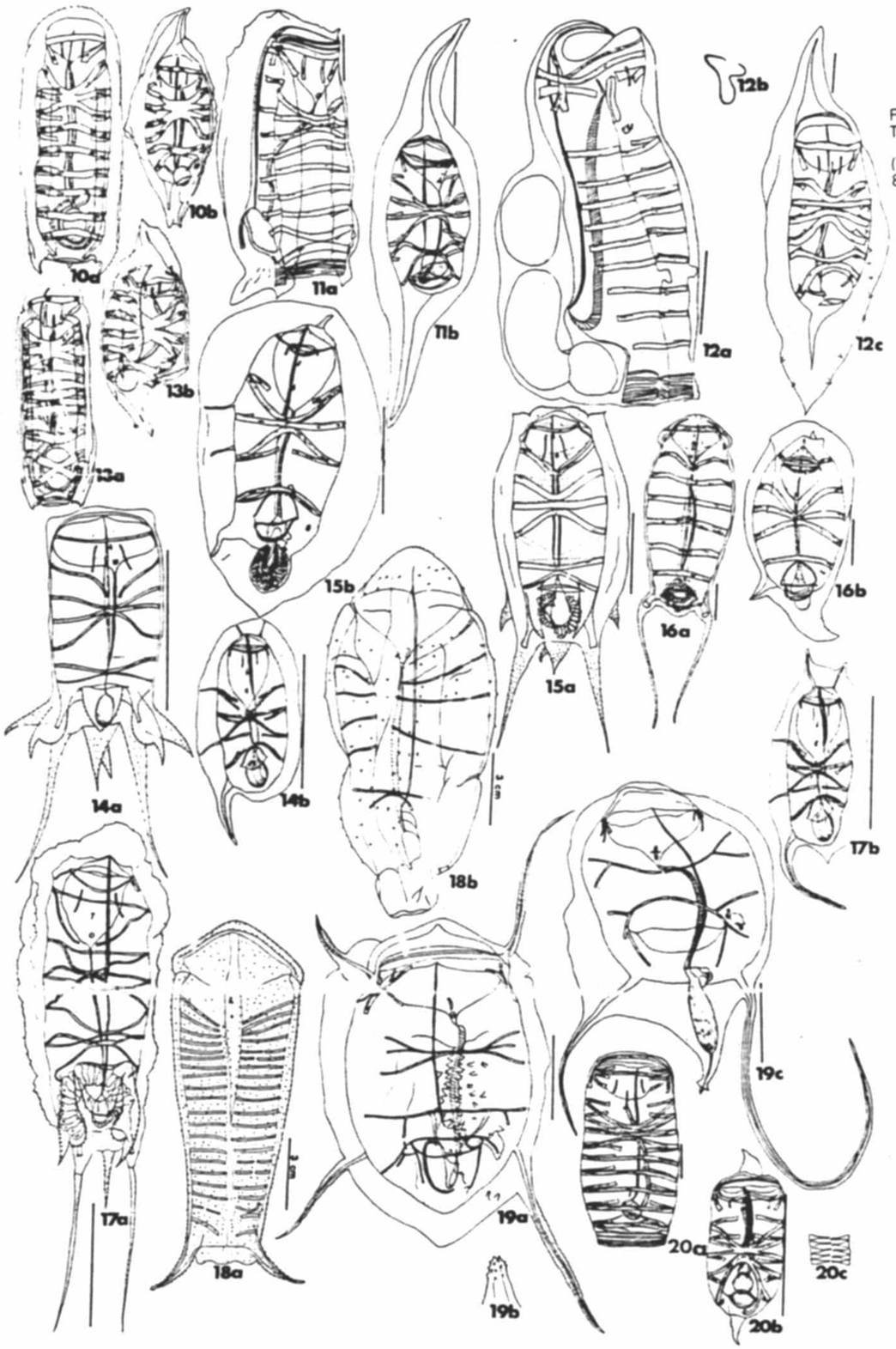


Fig. 259
Thaliacea: Salpidae

(Ver referencias en 808).



Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental, 1981.
808-827. Pub esp. INIDEP. Bottorskoy. A.
Vert.

Fig. 259. Thaliacea: Salpidae.

1) *Cyclosalpa affinis*, a: oozoide, b: blastozooide sin la túnica; 2) *Cyclosalpa bakeri*, a: esquema del oozoide, vista dorsal, b: blastozooide sin la túnica, c: detalle del postabdomen (a: ano, c: ciego, d: conducto deferente, e esófago, g: conducto de la glándula intestinal, i: intestino, M: unión de los músculos IVb (Metcalf), Mvd: músculo visceral ventral derecho, Mvi: músculo visceral ventral izquierdo, t: testículo); 3) *Cyclosalpa polae*, a: oozoide, b: blastozooide; 4) *Brooksia rostrata*, a: oozooide sin la túnica, en vista dorsal, b: idem, ventral, c: blastozooide en vista dorsal, d: idem, ventral; 5) *Iasis zonaria*, a: oozooide, b: aspecto lateral del oozooide, c: corte transversal de la túnica del blastozooide, d: blastozooide, 6) *Ihlea magalhanica*, a: oozooide, b: blastozooide, 7) *Ihlea punctata*, a: oozooide sin la túnica, b y c: blastozooide sin la túnica en vista dorsal (b) y ventral (c); 8) *Pegea confoederata*, a: oozooide, b: blastozooide; 9) *Ritteriella retracta*, a: oozooide, b: blastozooide, sin la túnica; 10) *Salpa aspera*, a: oozooide, b: blastozooide; 11) *Salpa fusiformis*, a: oozooide, b: blastozooide; 12) *Salpa maxima*, a: oozooide embrionario, b: vista lateral del órgano vibrátil; c: blastozooide; 13) *Salpa thompsoni*, a: oozooide, b: blastozooide; 14) *Thalia cicar*, a: oozooide, b: blastozooide; 15) *Thalia democratica*, a: oozooide, b: blastozooide; 16) *Thalia longicauda*, a: oozoide, b: blastozooide; 17) *Thalia orientalis*, a: oozooide, b: blastozooide; 18) *Thetys vagina*, a: oozooide, esquematizado, b: blastozooide; 19) *Traustedtia multitentaculata*, a: oozooide, b: detalle de una espina, c: blastozooide; 20) *Weelia cylindrica*, a: oozooide, b: blastozooide, c: detalle de la branquia.

Todas las escalas corresponden a 3 mm, a menos que se indique lo contrario.

(1a: modificado de Metcalf, 1918; 1b, 2b, c, 3a, b, 4a, d, 5a, d, 7a-c, 8a, b, 9a, b, 11a, b, 12a-c, 14a, b, 15a, b, 17a, b, 19a-c y 20a-c: original; 2a: según Amor, 1969; 10a, b y 13a, b: según Foxton, 1961; 16a, b: según Amor, 1966b; 18a, b: según Yount, 1954).

APPENDICULARIA

GRACIELA B. ESNAL

Morfología. Características de importancia sistemática

Se hará aquí sólo una breve referencia morfológica ya que una descripción exhaustiva puede encontrarse en tratados clásicos de zoología (ver Brien, 1948b; Fenaux, 1967).

Las apendicularias son tunicados pelágicos caracterizados por la conservación de la notocuerda en el estado adulto y la carencia de cavidad atrial y de cloaca. El cuerpo consta, básicamente, de un tronco, cuya longitud sobrepasa excepcionalmente los 5 mm, y una cola, generalmente varias veces más larga que el tronco, que contiene la notocuerda.

Anatomía del tronco

Una observación superficial llevaría a pensar que su organización estructural se aparta totalmente del tipo básico de los tunicados. Sin embargo, aparece la disposición en tres regiones características de estos organismos: a) región faringobranquial; b) región conteniendo el asa del tubo digestivo y el corazón; y c) región genital.

La anatomía de estas regiones varía en las 3 familias que comprende la clase por lo que se las considerará separadamente.

Familia OIKOPLEURIDAE (fig. 260)

El tronco es aproximadamente ovoide. La cavidad faríngea se comunica al exterior, hacia adelante, por la boca, y lateroventralmente por dos conductos, los tubos branquiales, que terminan exteriormente en dos aberturas redondeadas, ciliadas: los espiráculos. La boca se mantiene siempre abierta, es inmóvil y posee un labio inferior prominente.

En la región anterior del piso de la faringe se encuentra el endostilo. En algunas especies se observan dos agrupaciones de células glandulares, una a cada lado del endostilo, llamadas glándulas prebucales. Su presencia y morfología son caracteres usados en la sistemática del grupo. Del extremo anterior del endostilo parten, con dirección dorsolateral, dos bandas ciliadas, los arcos pericoronales, que se reúnen en la línea media dorsal en la proximidad de la entrada del esófago. Del extremo posterior del endostilo parte otra banda ciliada que se prolonga por la línea medio-ventral de la faringe hasta la entrada del esófago. Este último se curva y desemboca en la parte superior del estómago.

La forma del estomago es importante en la sistemática. Varía en los diferentes géneros, pasando desde ser una simple dilatación del tubo digestivo, hasta la aparición de un ciego netamente diferenciado, o la subdivisión en dos lóbulos, derecho e izquierdo. Este último es el caso del género *Oikopleura*, las apendicularias más comunes del Atlántico sur. En la región superior del lóbulo izquierdo desemboca el esófago. A su vez, este lóbulo puede presentar o no un ciego post-cardial. Este caracter fue utilizado por Lohmann (1933) con valor subgenérico.

El intestino se continúa a partir del lóbulo derecho del estómago y se dirige hacia la región anterior, encontrándose el ano entre los dos espiráculos o desplazado un poco hacia adelante.

El corazón se sitúa bajo el lóbulo izquierdo del estómago, tiene el aspecto de una vesícula e impulsa la sangre por un sistema de senos y lagunas.

La región genital se ubica en la parte posterior del tronco. A excepción de *Oikopleura dioica*,

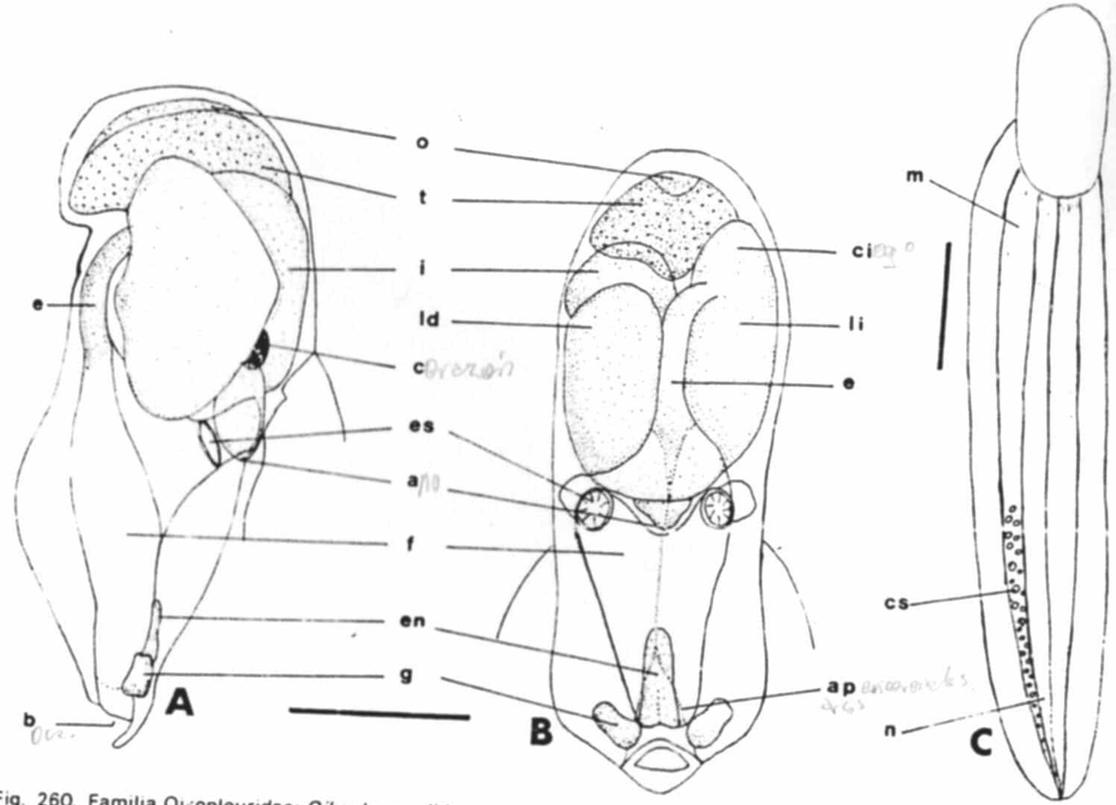


Fig. 260. Familia Oikopleuridae: *Oikopleura albicans.*

A) Tronco en vista lateral izquierda; B) Tronco en vista dorsal; C) Aspecto general.

a) Ano; ap) Arcos pericoronales; b) Boca; c) Corazón; ci) Ciego; cs) Células subcordiales; e) Esófago; en) Endostilo; es) Espiráculos; f) Faringe; g) Glándulas prebucales; i) Intestino; ld) Lóbulo derecho del estómago; Li) Lóbulo izquierdo del estómago; m) Musculatura de la cola; n) Notocorda; oo) Ovario; t) Testículos.

Escalas: 1 mm.

(Según Fenaux, 1967).

todas las apendicularias son hermafroditas. Las gónadas se desarrollan a partir de una glándula impar que se diferencia en un ovario, ubicado en la línea media y, en general, dos testículos, situados uno a cada lado del ovario, existiendo diferencias de disposición en los distintos géneros (fig. 261).

El sistema nervioso comprende un ganglio cerebroide, situado en el tronco, y un cordón dorsal que se continúa en la cola. Acompañando al ganglio cerebroide se encuentra un estatocisto y un órgano vibrátil de naturaleza sensorial.

Familia FRITILLARIDAE (fig. 262)

El tronco es alargado y, en general, más comprimido dorsoventralmente. La región faringobranquial no presenta diferencias importantes con respecto a Oikopleuridae. La boca se prolonga en un número variado de lóbulos; los tubos branquiales son más cortos, y los espiráculos pueden ser redondeados, ovalados, o en forma de hendiduras.

El esófago es horizontal. El resto del tubo digestivo presenta un aspecto más compacto, el estómago es globoso al igual que el intestino, que se sitúa lateralmente al estómago, desembocando generalmente a la derecha.

El corazón se ubica transversalmente por delante del estómago y por debajo del esófago.

La disposición de las gónadas es más variada que en Oikopleuridae y es una característica importante en la identificación de las especies de *Fritillaria* (ver fig. 261).

Cabe mencionar el caso excepcional del género *Tectillaria*, en el que aparecen dos ovarios ubicados en la región faringo-branquial, por encima de los espiráculos (fig. 269-17).

El sistema nervioso presenta las mismas características que en Oikopleuridae.

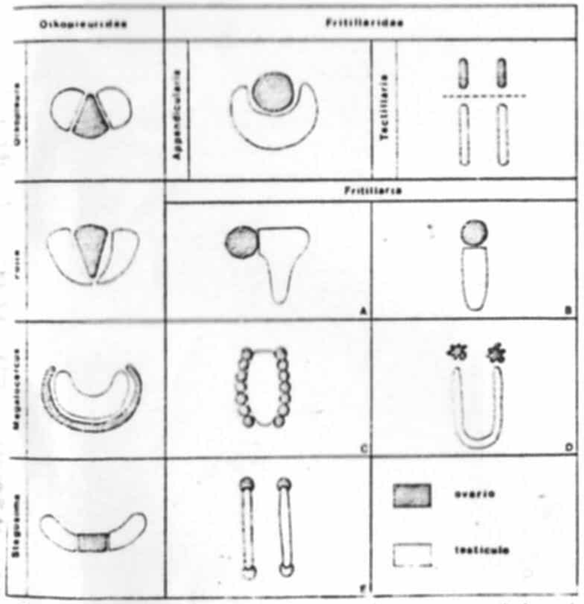


Fig. 261. Esquema de las diferentes disposiciones de las gónadas en Appendicularia. (Cortes longitudinales frontales, la boca se sitúa hacia arriba).

Género *Fritillaria*: A) *F. pellucida*; B) *F. aberrans*, *F. borealis*, *F. formica*, *F. haplostoma*, *F. megachile* y *F. tenella*; C) *F. aequatorialis*; D) *F. gracilis*; E) *F. charybdae*.

(Modificado de Fenaux, 1963b).

Familia KOWALEVSKIIDAE (fig. 263)

El tronco está comprimido dorso-ventralmente en la región anterior, y es globuloso en la posterior.

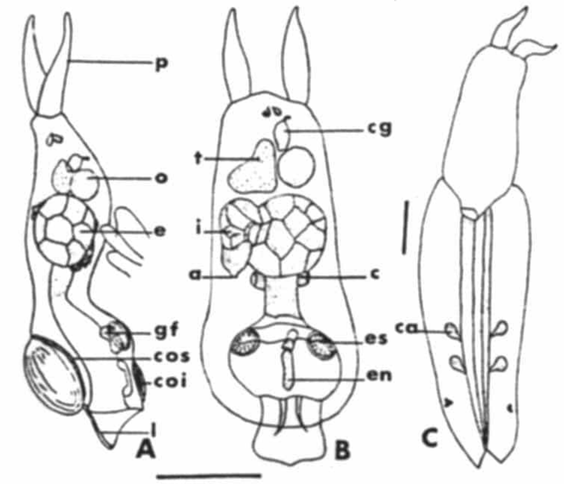


Fig. 262. Familia Fritillaridae: *Fritillaria pellucida.* A) Tronco en vista lateral izquierda; B) Tronco en vista dorsal; C) Aspecto general. a) Ano; c) Corazón ca) Células anficordales; cg) Células glandulares; coi) Capa oicoplástica inferior; cos) Capa oicoplástica superior; e) Estómago; en) Endostilo; es) Espiráculos; gf) Glándula faríngea; i) Intestino; l) Labio superior; o) Ovario; p) Prolongaciones cuticulares; t) Testículo. Escalas: 0,25 mm. (Según Fenaux, 1967).

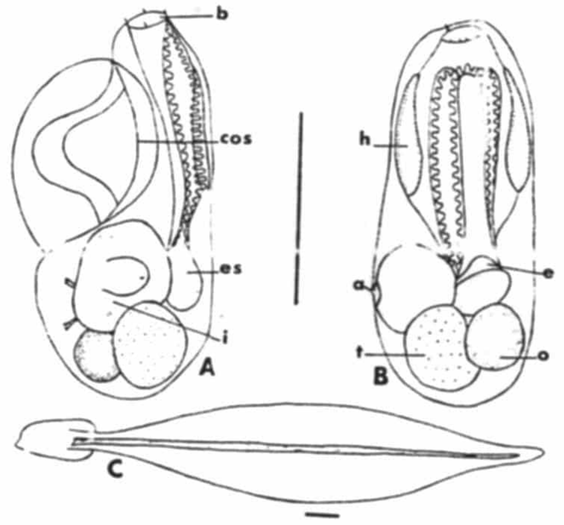


Fig. 263. Familia Kowalevskiidae: *Kowalevskia tenuis.* A) Tronco en vista lateral derecha; B) Tronco en vista ventral; C) Aspecto general. a) Ano; b) Boca; COS) Capa oicoplástica superior; e) Esófago; es) Estómago; h) Hendidura branquial; i) Intestino; o) Ovario; t) Testículo. Escala 0,25 mm. (Según Fenaux, 1967).

Las principales diferencias con respecto a los otros dos géneros se encuentran en la región faringo-branquial. La cavidad faríngea es alargada y carece de endostilo y de arcos pericoronales. Está dividida longitudinalmente en tres partes por hileras de peines ciliados (fig. 264). La boca no posee labios y, en lugar de espiráculos, se encuentran dos hendiduras branquiales alargadas. El esófago es corto y el estómago globuloso. El intestino es ovoide y el ano se abre a la derecha del tronco.

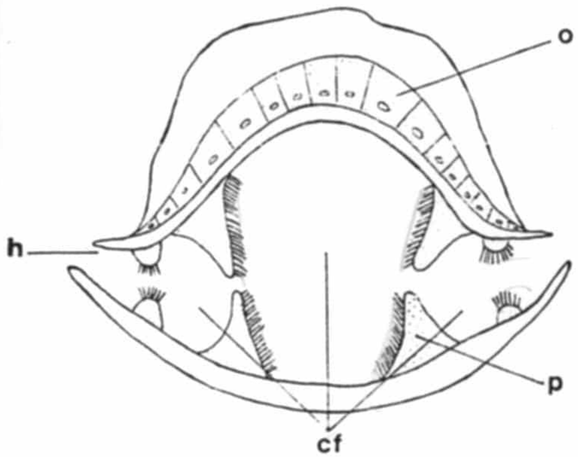


Fig. 264. Corte transversal de la faringe en *Kowalevskii*.
cf) Cavidad faríngea; h) Hendidura branquial; o) Capa oicoplástica; p) Peine faríngeo.
(Según Fenaux, 1967).

No hay corazón, siendo la sangre propulsada por los movimientos de la cola (estos movimientos también influyen en la circulación sanguínea en las otras familias de apendicularias).

En la región genital se encuentran un ovario y uno o dos testículos redondeados.

El sistema nervioso conserva las características ya mencionadas.

Anatomía de la cola

El plan de organización de la cola no difiere fundamentalmente en las tres familias. Se encuentra insertada en la región ventral del tronco y contiene, fundamentalmente, la notocuerda, la musculatura caudal y el cordón nervioso. Durante el desarrollo ha sufrido una torsión de 90° hacia la izquierda, de modo que el plano sagital de la cola es coincidente con el plano frontal del tronco. Por tal razón el cordón nervioso se encuentra situado a la izquierda de la notocuerda. La cubierta cuticular de la cola se extiende en los bordes constituyendo una especie de aleta. En la familia Oikopleuridae (fig. 260c) esta aleta termina en forma aguzada o redondeada, nunca presenta una escotadura como ocurre frecuentemente en Fritillaridae (fig. 262c). Además, en algunas especies de Oikopleuridae puede observarse, en la musculatura del lado derecho, las llamadas células subcordales, cuya presencia, número y forma se utilizan en la identificación de las especies (fig. 260c). En Fritillaridae aparecen, en algunas especies, uno o dos pares de células situadas simétricamente a ambos lados de la notocuerda (fig. 262c) llamadas células anficordales. Tienen aspecto de células secretoras pero su función se desconoce. La cola en la familia Kowalevskiidae presenta una forma lanceolada con extremo acuminado (fig. 263c).

Biología

Reproducción y desarrollo

Las apendicularias son hermafroditas, salvo *Oikopleura dioica*. La morfología de las gónadas ya ha sido brevemente descripta. Los lectores interesados en los aspectos histológicos de las mismas pueden consultar las obras de Fenaux (1963b, 1967).

Presentan protandria. La fecundación es externa, siendo los espermatozoides evacuados al exterior por un espermiducto que suele ser bien visible en algunas especies de Oikopleuridae. Después de la emisión de los espermatozoides los oocitos continúan su desarrollo y acaban por ocupar casi totalmente la región genital. La evacuación al exterior de los oocitos se hace por rotura de la pared del cuerpo, lo que determina la muerte del animal. Los huevos, fecundados en el agua de mar, se rodean de una cubierta protectora. A la segmentación total sigue una estereoblástula y una gastrulación por epibolia. Los territorios presuntivos son iguales a los de las ascidias. Para una descripción detallada del desarrollo embrionario ver Brien (1948b); Fenaux (1967). Recientemente Fenaux (1976a) ha podido seguir el desarrollo completo en cultivos de *Oikopleura dioica*, observando que el ciclo vital es corto, variando de 3 a 12 días dependiendo de la temperatura. Menciona que un aumento de 8°C puede provocar una reducción de la duración de una generación a la mitad o la tercera parte, lo que explica las floraciones en las poblaciones de esta especie, como la mencionada por Seki (1973) en Saanich Inlet, donde la "marea roja" de *O. dioica* se extendía por algunos kilómetros y varios metros de espesor, con una densidad de población mayor que 10000 individuos por m^3.

Alimentación: mecanismos

Hasta aquí se han descripto las apendicularias tal como aparecen en las pescas planctónicas, incluyendo en la descripción los elementos morfológicos suficientes para la identificación de las especies. Sin embargo, falta la mención de una estructura fundamental para la vida de estos organismos, la casa o cápsula, a la cual el animal está unido o alojado en su interior.

Se trata de un aparato especializado, y único en el mundo animal, de captura de alimento. La cápsula es descartada periódicamente, secretándose una nueva. Es una estructura sumamente delicada, que el animal abandona al sufrir perturbaciones mecánicas, lo que determina su general ausencia en las muestras de plancton. Su naturaleza es mucosa y es secretada por células glandulares epidérmicas que constituyen la llamada capa oicoplástica, por lo general fácil de observar en la superficie de una porción del tronco. La disposición de estas células varía en las diferentes familias y determina la estructura de la cápsula. La capa oicoplástica puede ser subdividida en regiones según la morfología de las células y la porción de la cápsula que ellas fabrican. Una descripción histológica detallada de esta capa, así como de la compleja arquitectura de la cápsula, puede encontrarse en la literatura mencionada anteriormente. Tal arquitectura comprende un intrincado sistema de cámaras y filtros, constituyendo una de las más elaboradas estructuras externas fabricadas por cualquier animal.

La complejidad de las cápsulas varía en las tres familias. Las más elaboradas y mejor conocidas son las de la familia Oikopleuridae, en las que el animal se encuentra alojado en el interior de la estructura (fig. 265). En Kowalevskiidae el animal también se encuentra rodeado totalmente por la cápsula, pero no existe un sistema de filtros equivalente al de Oikopleuridae (fig. 267).

En Fritillaridae el animal no se aloja en el interior, sino que está unido a la cápsula, que en este caso es más simple, sólo por la boca (fig. 266).

El funcionamiento de la cápsula se conoce mejor en el género *Oikopleura*. El agua entra por un par de aberturas incurrentes cubiertas por un tamiz de malla gruesa donde se realiza una primera selección por tamaño de las partículas, descartándose las células más grandes del fitoplancton. El flujo de agua en el interior es impulsado por los movimientos de la cola del animal, siguiendo un intrincado camino a través de una compleja estructura de filtración. Finalmente quedan retenidos los microorganismos del nanoplancton que son aspirados por la boca.

De aquí en más el mecanismo de alimentación sigue las pautas comunes a todos los tunicados. La dirección del flujo de agua dentro de la faringe, desde la boca hacia el exterior a través de los espiráculos, está determinada por la ciliatura

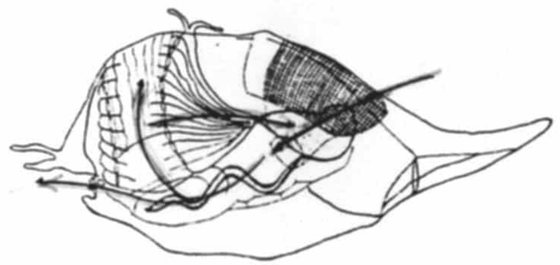


Fig. 265. Cápsula de *Oikopleura albicans*. Las flechas indican el sentido de la corriente de agua.
(Según Lohmann y Bückmann, 1926).

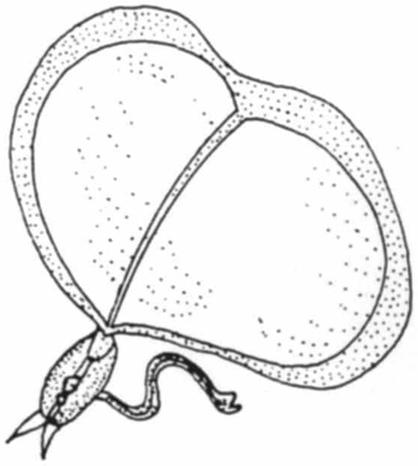


Fig. 266. Cápsula de Fritillaridae.
(Según Alldredge, 1976a).

de los mismos. Las partículas son retenidas por el mucus producido por el endostilo y movilizadas por la ciliatura de los arcos pericoronales, formándose un cordón que pasa al esófago. De esta manera una gran cantidad de nanoplancton puede ser procesada en el tubo digestivo de las apendicularias en muy poco tiempo. Los desechos, a veces no digeridos o sólo parcialmente, son expulsados por el ano, acabando por tapar los filtros de la cápsula lo que provoca que ésta sea abandonada por el animal. La secreción de una nueva cápsula puede tomar, aproximadamente, desde cinco minutos a cuatro horas, según las especies.

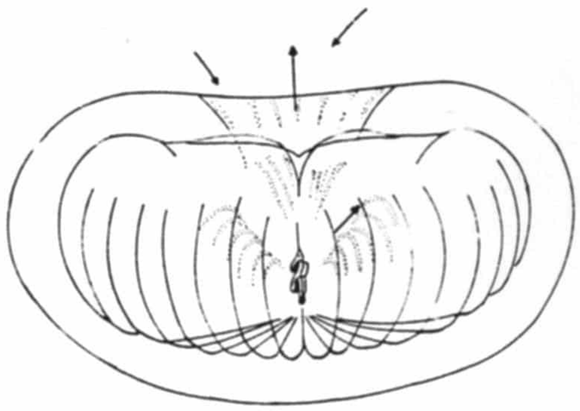


Fig. 267. Cápsula de *Kowalevskia tenuis*. Las flechas indican el sentido de la corriente de agua.
(Según Fol, 1872).

Distribución

Las apendicularias son unos de los miembros más conspicuos del zooplancton, encontrándose ampliamente distribuidas en todos los océanos.

Se encuentran en mar abierto pero son más abundantes en las aguas de plataforma y en la capa de 0 a 100 m de profundidad, no presentando, aparentemente, migraciones verticales de importancia.

La gran mayoría de las especies parece preferir las aguas cálidas, pero existen muchos problemas en la distribución aún por resolver. Ejemplos de tales problemas son los casos de *Oikopleura longicauda,* la especie en general más común en aguas cálidas y templadas, y de *O. fusiformis,* otra especie ampliamente distribuida.

En el Atlántico, el límite sur de la distribución de *O. longicauda* estaría dado por la isoterma de 15°C (Lohmann y Hentschel, 1939) mientras que *O. fusiformis* se extendería a lo largo de la plataforma continental argentina hasta 61°S (Udvardy, 1958). Las observaciones de Bückmann (1974) y de Esnal (1972a, 1973b) corroboran esta distribución. Sin embargo, en el material del Océano Antártico estudiado por Lohmann (1928), aparece *O. longicauda,* y no *O. fusiformis.*

Unas pocas especies, pertenecientes a tres géneros, pueden considerarse endémicas del Antártico. En el género *Oikopleura* éstas son: *O. gaussica, O. valdiviae, O. drygalski* y *O. weddeli.* Sin embargo, Tokioka (1964) plantea dudas sobre la validez de las tres últimas mencionadas, que podrían ser meras variaciones de la primera. Lohmann y Hentschel (1939) citaron otras 7 especies de este género en el Antártico: *O. falklandica, O. frigida, O. magelhanica, O. meteori, O. oblonga, O. rigata* y *O. simplex,* pero no incluyeron ninguna descripción por lo que corresponde considerarlas como *nomina nuda* (Tokioka, 1964). *Fritillaria antarctica* sería la única especie de este género endémica en el Antártico, pero también en este caso Tokioka (*loc. cit.*) duda sobre su validez taxonómica, ya que su afinidad con *F. fraudax,* especie termófila, es muy marcada. El material disponible por Tokioka no le permitió dar una opinión definitiva. Estos

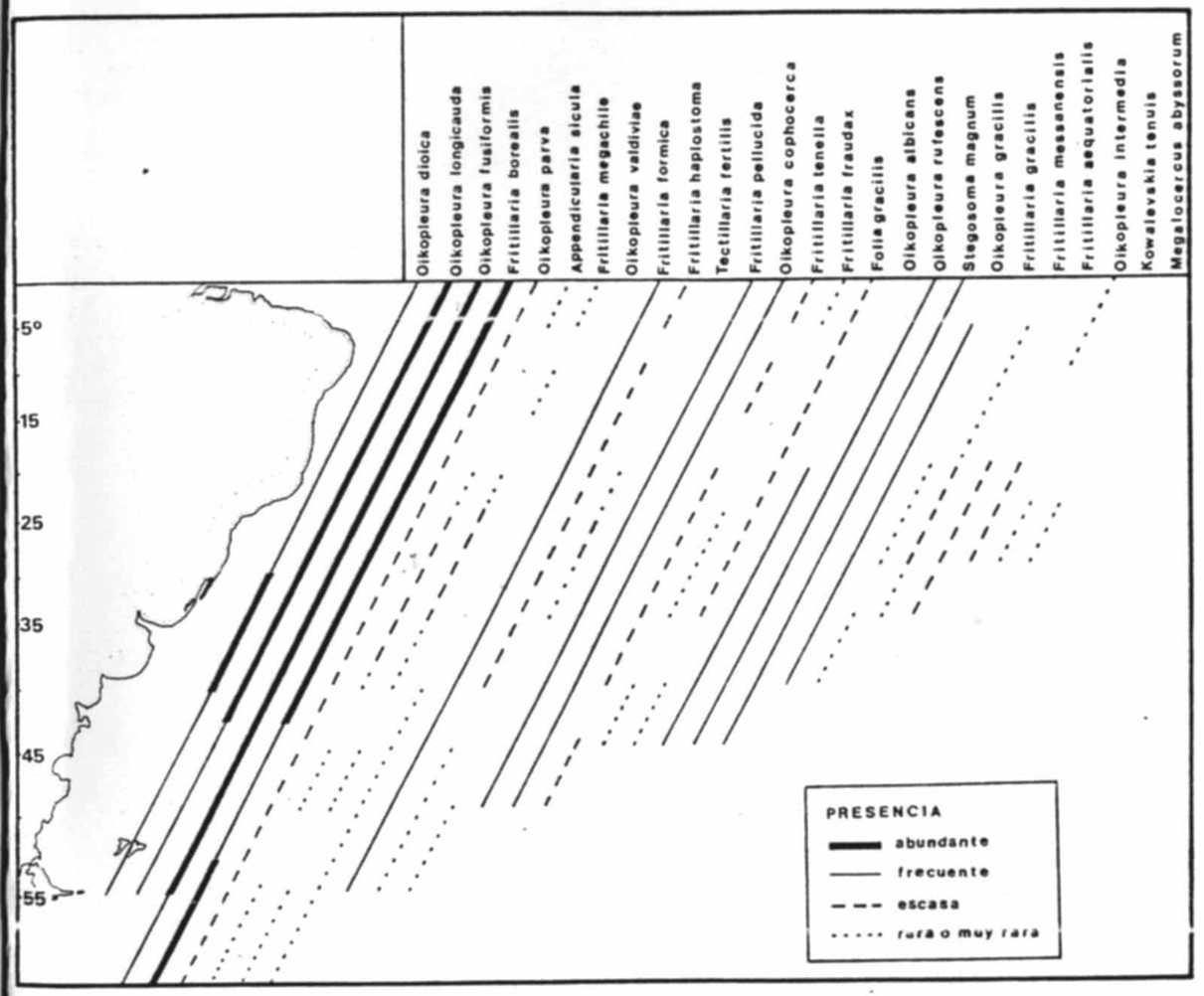


Fig. 268. Distribución latitudinal de las especies de Appendicularia citadas en el Atlántico Sudoccidental. Se exceptúan las especies de las que se conoce una sola cita.
(De Esnal, 1978a).

ejemplos ilustran los problemas taxonómicos aún sin resolver existentes en el grupo.

El otro género con especies restringidas al Antártico es *Pelagopleura,* y las especies son: *P. magna* y *P. australis.*

Además de las formas endémicas ya mencionadas, varias especies termófilas han sido citadas en el Antártico. Lohmann (1928) las llamó "visitantes tropicales", suponiendo que se encontraban en las capas inferiores donde la temperatura era más elevada. Tokioka (1964) desestima tal posibilidad sobre la base de la escasa variación de las características físico-químicas, desde los 200-400 m de profundidad a la superficie, en los mares antárticos.

En el Artico una sola especie, *Fritillaria polaris,* parece ser endémica, si bien se encuentra acompañada por otras tres especies criófilas cuya distribución se extiende mucho más hacia el sur. Estas son: *Oikopleura labradoriensis, O. vanhoeffeni* y *Fritillaria borealis,* forma *typica* (Fenaux, 1967).

En las apendicularias, como en muchos otros grupos planctónicos, se encuentran ejemplos de distribución bipolar, pero son muy escasos. *Fritillaria borealis,* f. *typica* es uno de ellos, y otro, más dudoso, el de *Oikopleura gaussica* del Antártico que pertenecería al grupo *labradoriensis* del Artico (Tokioka, 1961).

Con respecto al área de interés de esta obra, el Atlántico Sudoccidental, en la fig. 268 se muestra un esquema provisorio de la distribución de la mayoría de las especies allí citadas. La mayor diversidad se encuentra en aguas cálidas, a lo largo de las costas de Brasil, donde *Oikopleura longicauda* es la especie dominante, seguida por *O. fusiformis.* Ya se han hecho algunas referencias sobre las características de la distribución hacia el sur de estas dos especies. *Oikopleura dioica* muestra marcada preferencia por las aguas costeras, siendo particularmente abundante en las proximidades de la desembocadura del Río de la Plata (Esnal, 1972a). En cuanto a las especies de la familia Fritillaridae, *Fritillaria borealis, F. pellucida* y *F. formica* son las más frecuentes en aguas cálidas. La primera de ellas muestra una amplia distribución, pero la existencia de diferentes "formas" dentro de la especie hace pensar que sea necesaria una revisión taxonómica. *Fritillaria borealis,* forma *typica* ya ha sido citada como ejemplo de distribución bipolar. Puede considerársela una forma criófila euritérmica ya que se extiende mucho hacia el norte llegando hasta los 41°S en los bordes de la plataforma continental argentina (Bückman, 1974). La forma *intermedia* representaría, para Tokioka (1960b), una población de la forma *typica* característica de aguas cálidas y de mezcla. La forma *sargassi* sería termófila, estando limitada en su distribución hacia el sur por la Convergencia Subtropical (Lohmann y Hentschel, 1939).

La plataforma patagónica presenta, en general, una fauna de aguas cálidas empobrecida, pudiéndose encontrar, generalmente sobre el talud, especies antárticas transportadas por la corriente de Malvinas. Lohmann y Hentschel (*loc. cit.*) mencionaron un área de abundancia de apendicularias, que llamaron "área del Plata", extendiéndose desde Río de Janeiro hasta el golfo San Matías, con un núcleo al sur de la desembocadura del Río de la Plata. Al sur de esta área existiría una zona decididamente pobre, encontrándose otro foco de abundancia circundando el cabo de Hornos y las islas Malvinas. Las observaciones de Bückmann (1974) y de Esnal (1972a, 1973b) parecen confirmar este panorama.

Más adelante (p. 820) se detallarán todas las especies citadas en el Atlántico Sudoccidental, indicándose las áreas en que fueron halladas.

Utilidad e importancia

Situación en las redes tróficas

Las apendicularias se alimentan de pequeños organismos del plancton tales como cocolitofóridos, pequeñas diatomeas, dinoflagelados y otros flagelados desnudos que atrapan con su sistema de filtración altamente eficiente. Tomando en consideración la clasificación de los organismos planctónicos realizada sobre la base de su tamaño, la dieta de las apendicularias incluye, fundamentalmente, nanoplancton. Son muy pocos los organismos del zooplancton, aparte de las apendicularias, que poseen un sistema de filtración adaptado para la captura del abundante nanoplancton del océano; ésto las coloca en una situación clave en las tramas tróficas del ecosistema marino. Paffenhöfer (1973, 1975; ver también p. 189) ha logrado mantener cultivos de *Oikopleura dioica* a través de 19 generaciones, observando el alto ritmo de filtración de esta pequeña especie. Menciona que los ejemplares mayores pueden filtrar 300 ml de agua por día, extrayendo todo el fitoplancton presente, lo que significa una cantidad del orden de las 250.000 células. Alldredge (1976a) ha calculado velocidades de filtración mucho más altas, de varios cientos de ml de agua por hora, en las especies más grandes como *Megalocercus huxleyi* y *Stegosoma magnum.* Tal acción no es desdeñable si consideramos que en muchos cuerpos de agua las apendicularias son tan abundantes que ocupan el segundo lugar después de los copépodos.

Entre los predadores de las apendicularias han sido citados muchos peces, algunos de importancia económica como el arenque del Atlántico norte y la sardina del Pacífico (Tokioka y Suárez Caabro, 1956). Alldredge (1976b) destaca que las apendicularias serían tragadas junto con sus cápsulas, dado que éstas, con los filtros cubiertos por partículas, son fácilmente visibles por aquellos animales que detectan visualmente sus presas. Esta autora llama la atención sobre el hecho de que las cápsulas descartadas pueden tener una importancia muy grande en la ecología planctónica (Alldredge, 1972, 1976a y b). Cada apendicularia puede llegar a fabricar seis cápsulas por día, de modo que en áreas donde estos animales son abundantes se alcanzan densidades de varios cientos de cápsulas descartadas por m^3. Señala que siendo las cápsulas un agregado de fitoplancton, mucus y detritos, constituyen una rica fuente de alimento en un ambiente donde éste se encuentra muy disperso. Se han observado muchos organismos del zooplancton, entre los que se incluyen varias especies de copépodos y larvas de eufausiáceos, apoyados sobre ellas comiendo las partículas atrapadas en el mucus. Los apéndices bucales de estos organismos no están adaptados para la incorporación de partículas en suspensión, del tamaño del nanoplancton, pero de esta forma tienen acceso a ellas, ocurriendo lo mismo con los peces que predan sobre cápsulas ocupadas. En síntesis, la particular estructura de filtración de las apendicularias constituye una fuente de energía concentrada, no tenida en cuenta hasta el presente en los estudios ecológicos, que permite acceder al consumo de fitoplancton a muchos organismos para los cuales de otra manera no estaría disponible.

Por otra parte, también se destaca en los trabajos de Alldredge, las cápsulas descartadas alteran la estructura del ambiente planctónico, que clásicamente se ha considerado físicamente homogéneo y carente de sustratos sólidos que sirvan de apoyo a los organismos. Observaciones realizadas *in situ* mediante buceo o vehículos sumergibles (ver p. 11) han mostrado gran abundancia de agregados orgánicos macroscópicos (pueden alcanzar varios centímetros de diámetro) formados por material que se ha depositado sobre pequeñas partículas mediante diferentes procesos, que incluyen acción bacteriana. Muchos organismos del zooplancton, principalmente tunicados (taliáceos y apendicularias) y pterópodos, producen restos mucosos que originan estos agregados. Sobre ellos algunos organismos planctónicos pueden apoyarse y comer, y otros, como bacterias y protozoos, habitar permanentemente, constituyendo un microhábitat muy poco explorado en el océano.

Indicadores hidrológicos

Son escasas las menciones que se encuentran en la literatura sobre el empleo de las apendicularias como indicadores hidrológicos. Tokioka y Suárez Caabro (1956) citan la utilización de las especies *Oikopleura labradoriensis* y *O. vanhoeffeni* en la diferenciación de masas de agua en el Atlántico Norte. Otro ejemplo es el de *Oikopleura dioica* utilizada comúnmente como indicadora de aguas costeras. Esnal y Castro (1977) observaron diferencias morfológicas entre los ejemplares costeros y pelágicos de *Oikopleura longicauda* en las costas de Brasil. Podría continuarse agregando otros ejemplos, pero obviamente es necesario resolver los problemas taxonómicos y de distribución ya mencionados, antes de su empleo en este sentido.

Métodos de estudio

Las apendicularias son organismos muy frágiles que a menudo se encuentran en malas condiciones de preservación en las muestras de plancton, lo que hace su identificación sistemática difícil y a veces imposible. Es este el motivo que desalienta frecuentemente a los principiantes en el estudio del grupo.

Fenaux (1976c), sintetiza sus conclusiones, fruto de una larga experiencia en el grupo, sobre las técnicas de recolección y conservación más adecuadas. Destaca la importancia fundamental de la velocidad de arrastre de las redes (ver p. 101), que no debe ser superior a 0,50 m/seg. Velocidades de 2 m/seg provocan una proporción muy alta de individuos dañados. El uso de un colector con el filtro en su extremo inferior (ver p. 18) es particularmente desaconsejable ya que el plancton se comprime formando un disco en contacto con el aire al sacar la red. Esta compresión provoca rotura de los troncos de las apendicularias. Por lo tanto, es recomendable colocar los elementos filtradores en la porción superior y lateral del copo, con un depósito en la parte inferior (fig. 9).

En cuanto al tamaño de la malla, en general se utilizan las redes standard en la recolección de fitoplancton.

La muestra debe ser fijada lo más rápidamente posible, sobre todo en climas cálidos y cuando contiene una alta densidad de organismos. Fenaux comenta que en el caso de muy alta concentración de copépodos el problema se agrava, ya que es prácticamente imposible encontrar un solo ejemplar de apendicularia en buen estado, aunque se haya tomado el máximo de precauciones. Cuando la densidad de organismos es baja la muestra puede concentrarse antes de la fijación utilizando un sifón filtrador, lo que facilita el subsiguiente manipuleo.

No deben realizarse mediciones volumétricas antes de la fijación, o por lo menos no con la misma parte de la muestra que será destinada a estudios taxonómicos.

En el caso de las apendicularias no es recomendable usar anestésicos ya que provocan rápidamente la muerte, antes de la fijación, lo que determina que el epitelio oicoplástico se vuelva opaco y granuloso. La red no sólo rompe las cápsulas de las apendicularias sino que las perturbaciones mecánicas recibidas por los ejemplares durante la recolección hacen que, en la mayoría de los casos, no puedan sobrevivir mucho tiempo. Aparentemente, la capa epitelial oicoplástica resulta dañada, en consecuencia el animal, mantenido en un acuario, muy excepcionalmente puede fabricar una cápsula completa. Una excepción la proporciona *Oikopleura dioica* que ha sido cultivada con gran éxito por Paffenhöfer (1973, 1975; ver p. 204) y también por Fenaux (1976b).

Excelentes resultados se han obtenido de la observación de organismos *in situ* mediante buceo y la colección a mano con recipientes apropiados (Alldredge 1972, 1976a y b; ver p. 11).

En cuanto a las técnicas de conservación, una solución del 2 al 4 por ciento de formaldehido en agua de mar da muy buenos resultados. El pH de la solución no afecta la conservación de los ejemplares. De todos modos, es preferible realizar el estudio de las apendicularias lo más pronto posible después de la fijación (p. 117).

Es recomendable almacenar las muestras en la oscuridad y a temperaturas bajas o moderadas, evitando absolutamente agitar los recipientes.

Los ejemplares extraídos de las muestras para ser estudiados no deben ser transferidos a agua o a una solución diluida del fijador. Si se encuentran bien conservados no hay problemas para realizar la determinación sin necesidad de coloraciones ni ningún otro tratamiento adicional. En casos en que la transparencia no sea suficiente, ya sea por problemas de conservación o porque las gónadas muy desarrolladas ocultan gran parte del tubo digestivo, se puede mejorar mediante coloración con carmín borácico y posterior deshidratación seguida por transparentación en salicilato de metilo. Fenaux (1971) ha puesto a punto una técnica de gran aplicabilidad en el estudio de la disposición de las células, ya sea de la capa oicoplástica o de los diferentes órganos: fijado el animal en formaldehido al 2 % en agua de mar o en líquido de Carnoy, se trata *in toto* según el método Feulgen. Se deshidrata y se lo transfiere y conserva en salicilato de metilo. Los tejidos se endurecen suficientemente como para permitir realizar una disección fina de determinadas áreas o células usando agujas de tungsteno. Estas partes pueden ser montadas transfiriéndolas directamente desde el salicilato de metilo al bálsamo de Canadá.

Otro colorante que puede utilizarse, sobre todo si se quiere mejorar el contraste en fotografías en blanco y negro, o inclusive si se quieren tomar fotografías en color, es verde jano en solución de 1: 10.000. El ejemplar fijado en formaldehido se transfiere directamente al colorante, dejándolo en él algunos minutos. La cutícula se tiñe de verde azulado, mientras que los órganos internos y la musculatura se tiñen de rojo.

Reseña histórica y estado actual del conocimiento de Appendicularia

En 1821 Chamisso y Eysenhart mencionaron por primera vez a una apendicularia proveniente del océano Pacífico, ubicándola taxonómicamente entre los celenterados (*cf.* Fenaux, 1967). En los años subsiquientes la mención de apendicularias está ligada con los hombres de Mertens, Quoy y Gaimard, y Müller que las consideraron respectivamente como pterópodos, salpas y larvas de ascidias. Huxley (1851a) las reconoció como animales adultos y los ubicó entre los tunicados, pero no tuvo mucho eco entre sus contemporáneos (Krohn, Vogt) quienes las continuaron considerando estados larvales de adultos desconocidos. En 1866 Haeckel usó el término Copelata para mencionar a las apendicularias y en 1881, Balfour, el de Perennichordata para diferenciarlas del resto de los tunicados, a los que llamó Caducichordata. En 1890 Lahille las llamó Appendicularia, siendo ésta la denominación de la clase que ha sido consagrada por el uso. En los años subsiguientes Lohmann comenzó a publicar los primeros de una larga producción de trabajos referentes a la morfología, taxonomía y distribución del grupo. Entre otros, los resultados de su estudio del material de la "Plankton-Expedition" (1896) y de la "Tiefsee- Expedition" a bordo del "Valdivia" (1931). En 1926 dio a conocer, en colaboración con Bückman, el análisis de las apendicularias de la "Deutsche Südpolar Expedition", y en 1939, esta vez con Hentschel, el de la expedición del "Meteor". Cabe mencionar que Bückmann continúa trabajando en la actualidad, habiendo realizado recientemente (1974) un estudio del material colectado por el buque Walther Herwig en las costas argentinas en septiembre de 1971.

En la primera mitad de este siglo las apendicularias han sido objeto de muchos estudios, principalmente taxonómicos y de distribución, como por ejemplo el de Garstang y Georgeson (1936) sobre material de la expedición "Terra-Nova", que incluyó el Atlántico Sudoccidental.

Desde poco antes de promediar este siglo y hasta el presente. Tokioka, en Japón, viene realizando importantes aportaciones al conocimiento del grupo, así como también, ya en la segunda mitad del siglo, Fenaux, en Francia.

Con referencia al Atlántico Sudoccidental, en lo que va de esta segunda mitad del siglo se han realizado algunos estudios tales como los de Björnberg y Forneris (1955, 1956a y b); el ya mencionado de Bückmann (1974); Esnal (1972a, 1973b); Esnal y Castro (1977); Fenaux (1967); y Forneris (1965).

En lo que respecta a estudios sobre la biología de las apendicularias, las primeras observaciones sobre el desarrollo se deben a Kowalevsky (1867), Fol (1872) y Goldschmidt (1903), pero las descripciones más detalladas fueron efectuadas por Delsman (1911, 1912) sobre la especie *Oikopleura dioica.* Luego de este importante trabajo no hubo otros de gran envergadura hasta la presente década en la que debemos mencionar los nombres de Fenaux, en Francia, Galt, en Estados Unidos de Norteamérica, y Paffenhöfer en Alemania Federal. Sus estudios incluyen cría de estos organismos en el laboratorio.

Debe agregarse en esta reseña el nombre de Bone, que en Gran Bretaña realiza interesantes estudios sobre la fisiología de las apendicularias.

También en los últimos años Alldredge, en los Estados Unidos de Norteamérica, ha realizado novedosos aportes a la ecología de estos tunicados pelágicos.

Clasificación de Appendicularia. Distribución de las especies en el Atlántico Sudoccidental

GRACIELA B. ESNAL y SILVIA S. JANKILEVICH

El primer ensayo de clasificación de Appendicularia pertenece a Fol (1872), quien consideró al grupo una familia subdividida en dos subfamilias sobre la base de poseer o no corazón y endostilo. Separaba así, por un lado, a los géneros *Oikopleura* y *Fritillaria* que sí los poseen, y por otro al género *Kowalevskia,* que carece de estas estructuras.

Lohmann (1896), presentó otro esquema de clasificación que modificó en 1933, siendo este último el que la mayoría de los autores han adoptado. Dividió a la clase Copelata en dos familias: Fritillaridae, que agrupa los géneros *Fritillaria, Tectillaria, Appendicularia* y *Kowalevskia;* y Oikopleuridae, a su vez subdividida en dos subfamilias: Oikopleurinae, con los géneros *Althoffia, Chunupleura, Folia, Megalocercus, Oikopleura, Pelagopleura, Sinisteroffia* y *Stegosoma;* y Bathochordeinae con el género *Bathochordaeux*. Fenaux (1967) adoptó un criterio ligeramente diferente considerando al género *Kowalevskia* en una familia aparte: Kowalevskiidae, y es esta clasificación la que se sigue en la presente obra.

A continuación se hace un listado de las especies citadas en el Atlántico Sudoccidental, agrupadas alfabéticamente dentro de cada familia y subfamilia, las cuales se caracterizan brevemente siguiendo las pautas de Fenaux (1967). La subfamilia Bathochordeinae no ha sido citada hasta el presente en el área, así como tampoco los géneros *Chunupleura* y *Sinisteroffia* de la subfamilia Oikopleurinae.

Luego de cada nombre específico se indica: 1) La ilustración correspondiente; 2) Referencias bibliográficas con descripciones y/o ilustraciones de la especie; 3) Las áreas del Atlántico sudoccidental donde fue hallada (fig. 142); y 4) Una observación general acerca de la distribución mundial conocida o supuesta. Las especies se incluyen en la clave de determinación, a excepción de las indicadas con un asterisco, de las cuales sólo se conoce la cita de Lohmann y Hentschel, 1939 (expedición "Meteor"). Estos autores mencionaron, además, en esta área, varias especies nuevas: *Oikopleura falklandica, O. frigida, O. magelhanica, O. meteori, O. oblonga, O. rigata* y *O. simplex,* cuyos dibujos y descripciones se perdieron en la segunda guerra mundial. La especie *Kowalevskia mossi* Lohmann, 1899, citada en el área en la misma oportunidad en una sola estación de posición 10h (fig. 142) es considerada de validez dudosa por Bückmann y Kapp (1975), por lo que no se incluye en la lista.

En cambio, se optó por incluir a las especies *Oikopleura drygalskii* Lohmann, 1926; *O. valdiviae* Lohmann, 1905 y *O. weddeli* Lohmann, 1928 (que también fueron citadas en el material del "Meteor"), pero haciendo la salvedad de que puede tratarse de meras variaciones de la especie antártica *O. gaussica* (Tokioka, 1964). *Oikopleura valdiviae* fue citada previamente por Lohmann (1931) y posteriormente por Udvardy (1958), por lo que también se la incluye en la clave, pero ante la duda sobre la validez de estas tres especies se prefirió no reproducir dibujos.

Phylum CHORDATA
Clase COPELATA Haeckel, 1866, o APPENDICULARIA Lahille, 1890.
Familia FRITILLARIDAE Seeliger, 1895
Tronco deprimido dorsoventralmente, endostilo con extremidades dobladas hacia arriba. Espiráculos en la región anterior de la cavidad faríngea. Cola ensanchada, frecuentemente con una escotadura en su extremo distal. Capa oicoplástica reducida a una pequeña área ventral anterior.

Appendicularia sicula Fol, 1874/269-1/Fenaux, 1967/1a; 3c; 5, 5d; 6, 6e-f; 7, 7e-f, 7i; 8; 12h/Termófila cosmopolita.

* **Fritillaria aberrans** Lohmann, 1896/269-2/Bückmann y Kapp, 1975/4c; 5d; 6, 6e; 8, 8g; 11h/Termófila (?) Atlántico y Pacífico.

Fritillaria aequatorialis Lohmann, 1896/269-3/Fenaux, 1967/6e; 7f; 8i/Termófila, Atlántico y Mediterráneo.

* **Fritillaria antarctica** Lohmann, 1905/269-4/Bückmann y Kapp, 1975/1a, 1d; 4c-d; 7f/Criófila antártica.

Fritillaria borealis Lohmann, 1896/269-5, 6/Esnal, 1972a; Fenaux, 1967/1a, 1d, 1h; 2, 2b, 2d, 2f; 3c-e, 3g; 4, 4c-d, 4f; 5, 5d, 5g-h; 6, 6e-f, 6h; 7, 7e-i; 8, 8f-i; 9g-i; 10, 10g-h; 11, 11h-i; 12, 12g-i/Euritérmica (?) cosmopolita.

* **Fritillaria charybdae** Lohmann, 1899/269-7/Fenaux, 1967/1a; 3c; 7e-f/ ? Atlántico, Pacífico, Mediterráneo.

Fritillaria formica Fol, 1872/269-8/Fenaux, 1967/2g; 3c; 4c-d; 5d; 6, 6e-f; 7, 7e-f; 8, 8f-i; 9, 9h-i; 10, 10h, 10g; 11, 11i; 12, 12h-i /Termófila cosmopolita.

Fritillaria fraudax Lohmann, 1896/269-9/Fenaux, 1967/4; 6e; 7f; 12/Termófila cosmopolita.

Fritillaria gracilis Lohmann, 1896/269-10/Fenaux, 1967/5d; 7, 7e-g; 8/Termófila cosmopolita.

Fritillaria haplostoma Fol, 1872/269-11 / Fenaux, 1967/2g; 3c; 5d-e; 6, 6e-f; 7, 7e-f; 8, 8f-i; 9g-i; 10, 10g; 12h/Termófila cosmopolita.

* **Fritillaria helenae** Bückmann, 1923/269-12/Bückmann y Kapp, 1975/12h/Termófila (?) Atlantico sur.

Fritillaria megachile Fol, 1872/269-13/Fenaux, 1967/1a; 3c; 5d; 6, 6e; 7, 7e-f; 8i; 10g; 12h/Termófila cosmopolita.

Fritillaria messanensis Lohmann, 1899/269-14/Fenaux, 1967/ 6e; 7e-f, 7i; 8g, 8i; 9i; 10h; 11h/Termófila cosmopolita.

Fritillaria pellucida (Busch, 1851)/262/Esnal, 1973b; Fenaux, 1967/3c; 4d; 5d; 6, 6e; 7, 7e-h; 8, 8f-i; 9g-i; 10, 10h; 11, 11h; 12g-h/Termófila cosmopolita.

Fritillaria tenellá Lohmann, 1896/269-15/Fenaux, 1967/3c; 5, 5d; 6e; 7f-g; 8; 10g; 12i/Euritérmica cosmopolita.

* **Fritillaria venusta** Lohmann, 1896/269-16/Fenaux, 1967/7e-f; 8g; 9h-i/Euritérmica cosmopolita.

Tectillaria fertilis (Lohmann, 1896/269-17/Fenaux, 1967/2g; 6; 7, 7f; 8/Termófila cosmopolita.

Familia KOWALEVSKIIDAE Lahille, 1888
Tronco corto, sin endostilo ni espiráculos. Con hendiduras branquiales. Cola lanceolada. Capa oicoplástica reducida a una zona circular por encima y por debajo de la faringe. No hay corazón.

Kowalevskia tenuis (Fol, 1872)/263, 264, 267/Fenaux, 1967/7, 7e/Termófila cosmopolita (?).

Familia OIKOPLEURIDAE Lahille, 1887
Tronco ovoidal, endostilo recto. Espiráculos situados en la región rectal. Cola estrecha y larga con extremo distal no escotado.
Subfamilia OIKOPLEURINAE Lohmann, 1933
La capa oicoplástica ventral se extiende hasta el ano. Los espiráculos comunican con la cavidad faríngea por medio de un conducto cilíndrico. Extremo distal de la cola aguzado.

* **Althoffia tumida** Lohmann, 1896/269-18/Fenaux, 1967/7i; 9i; 11h/Termófila cosmopolita (?) (no en Mediterráneo).

Folia gracilis Lohmann, 1892/269-19/Fenaux, 1967/4; 6e-f; 7, 7e-f, 7h-i; 8, 8g-i; 9g-i; 10h 11, 11h-i; 12g-i/Termófila cosmopolita.

* **Folia mediterranea** (Lohmann, 1899)/269-20/Bückmann y Kapp, 1975/6e, 7f/(?).

Megalocercus abyssorum Chun, 1888/269-21/Esnal y Castro, 1977; Fenaux, 1967/7f/Termófila, Atlántico y Mediterráneo.

Oikopleura albicans (Leuckart, 1854)/260, 265/Esnal, 1972a; Fenaux, 1967/4, 4d-e; 5, 5d-e, 5h; 6, 6e-h; 7, 7e-f; 8/Termófila cosmopolita.

Oikopleura cophocerca (Gegenbaur, 1855)/269-22/Esnal, 1972a; Fenaux, 1967/3c; 4c; 5, 5d; 6, 6e, 6g-h; 7, 7e-i; 8, 8h-i; 9h-i; 10g-h; 11, 11h-i; 12, 12g-i/Termófila cosmopolita.

Oikopleura dioica Fol, 1872/269-23/Esnal, 1972a; Fenaux, 1967/2; 2f; 3; 4; 5, 5d; 6, 6e 7, 7e-f; 8, 8h; 10; 11i, 12, 12g-i/Euritérmica cosmopolita, nerítica.

* **Oikopleura drygalskii** Lohmann, 1926/ - - / Bückmann y Kapp, 1975; Tokioka, 1964/2g; 3c; 4d; 6e/Criófila antártica.

Oikopleura fusiformis Fol, 1872/269-24/Esnal, 1972a; Fenaux, 1967/1b; 2, 2b-f; 3, 3c-h; 4, 4c-d, 4f-g; 5, 5d-e; 6, 6e, 6h-i; 7, 7e-h; 8, 8f-i; 9, 9g-i; 10, 10h; 11, 11h-i; 12, 12g-i/Termófila cosmopolita.

Oikopleura gracilis Lohmann, 1896/269-25/Bückmann y Kapp, 1975/5d; 6, 6e, 6g; 7f, 7h; 8, 8h-i; 9h; 11, 11i/Termófila cosmopolita.

Oikopleura intermedia Lohmann, 1896/269-26/Fenaux, 1967/7, 7e-f, 7h-i; 8, 8h-i; 11; 12, 12g/Termófila cosmopolita.

Oikopleura longicauda (Vogt, 1854)/269-27/Esnal, 1972a; Fenaux, 1967/2g; 3; 4, 4c, 4d; 5, 5d, 5h; 6, 6e, 6g-i; 7, 7e-i; 8, 8f-g, 8i; 9, 9g-i; 10, 10g-h; 11, 11h-i; 12, 12g-i/Termófila cosmopolita.

Oikopleura parva Lohmann, 1896/269-28/Fenaux, 1967/1a; 2f-g; 3c-d; 4c-d; 5, 5d; 6, 6e; 7, 7e-f; 8, 8g-i; 9h-i; 11h; 12, 12g-i/Termófila cosmopolita.

Oikopleura rufescens Fol, 1872/269-29/Fenaux, 1967/4, 4d; 5, 5d; 6, 6e, 6i; 7, 7e-f, 7h-i; 8, 8f-g; 8i; 9, 9h-i; 10, 10h, 10g; 11, 11h-i; 12g-i/Termófila cosmopolita.

Oikopleura valdiviae Lohmann, 1905/ - - / Bückmann y Kapp, 1975; Tokioka, 1964/1a, 1c-d, 1h; 2, 2e-g; 3e-f; 4c/Criófila antártica.

* **Oikopleura weddeli** Lohmann, 1928/ - - / Lohmann, 1928; Tokioka, 1964/1a, 1c, 1d; 4c, 4d/Criófila antártica.

* **Pelagopleura australis** (Bückmann, 1923)/269-30/Bückmann y Kapp, 1975/1a/Criófila antártica.

* **Pelagopleura oppressa** (Lohmann, 1914)/269-31/Bückmann y Kapp, 1975/7f/Termófila (?) atlántica.

Stegosoma magnum (Langerhans, 1880)/269-32/Esnal, 1972a; Fenaux, 1967/4d; 5d, 5h; 6, 6e, 6g-i; 7, 7e-f, 7h-i; 8, 8f-g, 8i; 9h-i; 10, 10g; 11, 11h-i; 12, 12h-i/Termófila cosmopolita.

Clave de determinación

(Modificada de Fenaux, 1967)

1) Oikopleuridae. Oikopleurinae (p. 809) ..... (2
1A) Fritillaridae (p. 810) ..... (12
1B) Kowalevskiidae (p. 811): **Kowalevskia tenuis** (fig. 263, 264, 267).
2) El tubo digestivo forma un asa simple. El estómago está precedido por un ciego voluminoso, suspendido ventralmente del asa: **Stegosoma magnum** (fig. 269-32).
2A) El tubo digestivo con un estómago que presenta el lóbulo izquierdo muy desarrollado.... (3
2B) El tubo digestivo con un estómago que presenta los lóbulos derecho e izquierdo bien desarrollados: género **Oikopleura** ..... (4
3) Espiráculos con cilias situadas únicamente sobre el arco anterior: **Megalocercus abyssorum** (fig. 269-21).

3A) Espiráculos con un anillo ciliado completo: **Folia gracilis** (fig. 269-19).
4) Glándulas prebucales y células subcordales presentes. Boca terminal: subgénero **Vexilaria** ..... (5
4A) Glándulas prebucales y células subcordales ausentes. Boca desplazada dorsalmente: subgénero **Coecaria** ..... (9
5) Células subcordales numerosas, en forma de vesículas, situadas en dos hileras: **Oikopleura albicans** (fig. 260, 265).
5A) Células subcordales poco numerosas, situadas en una sola hilera..... (6
6) Lóbulo izquierdo del estómago sin ciego post-cardial ..... (7
6A) Lóbulo izquierdo del estómago con un ciego post-cardial pequeño..... (8
7) Con célula subcordal fusiforme: **Oikopleura rufescens** (fig. 269-29).
7A) Con dos células subcordales fusiformes: **Oikopleura dioica** (fig. 269-23).
7B) Con aproximadamente 8 células subcordales globulosas próximas al extremo de la cola: **Oikopleura valdiviae.**
8) Con 4 células subcordales fusiformes: **Oikopleura parva** (fig. 269-28).
8A) Con aproximadamente 8 células subcordales globulosas, a menudo formando dos grupos: **Oikopleura cophocerca** (fig. 269-22).
9) Con un capuchón bien desarrollado: **Oikopleura longicauda** (fig. 269-27).
9A) Capuchón ausente..... (10
10) Lóbulo izquierdo del estómago desarrollado formando un ciego dirigido dorsalmente hacia atrás..... (11
10A) Lóbulo izquierdo redondeado, sin ciego: **Oikopleura gracilis** (fig. 269-25).
11) Ciego corto, separado del cardias por un asa redondeada: **Oikopleura intermedia** (fig. 269-26).
11A) Ciego largo, dirigido oblícuamente hacia arriba: **Oikopleura fusiformis** (fig. 269-24).
12) Boca simple, sin lóbulos. Tronco semejante al de los Oikopleurinae. Cola con una escotadura en la parte distal, las aletas se reducen progresivamente hacia la extremidad proximal: **Appendicularia sicula** (fig. 269-1).
12A) Boca con lóbulos extensibles. Aletas caudales ensanchadas que se reducen bruscamente antes del extremo proximal..... (13
13) Dos ovarios desplazados hacia la cavidad faríngea, situándose por encima de los espiráculos: **Tectillaria fertilis** (fig. 269-17).
13A) Organos genitales situados en la parte posterior al tubo digestivo: género **Fritillaria** ..... (14
14) Espiráculos redondeados..... (15
14A) Espiráculos ovalados..... (20
15) Extremo distal de la cola ancho y escotado..... (16
15A) Extremo distal de la cola aguzado..... (19
16) Cola sin células anficordales..... (17
16A) Cola con una célula anficordal de forma característica a cada lado de la notocuerda: **Fritillaria tenella** (fig. 269-15).
16B) Cola con un par de células anficordales a cada lado de la notocuerda ..... (18
17) Presencia de tres células en el piso de la faringe, entre los espiráculos: **Fritillaria borealis** (fig. 269-6).
17A) Presencia de una célula ovalada en el borde posterior de cada espiráculo: **Fritillaria messanensis** (fig. 269-14).
18) Las células anficordales de cada lado bien separadas, con canales secretores bien visibles: **Fritillaria pellucida** (fig. 262).
18A) Las células anficordales de cada lado contiguas, no se observan canales secretores: **Fritillaria megachile** (fig. 269-13).
19) Tronco alargado, formando un ángulo con aspecto de joroba dorsal, en cuyo vértice se encuentra el estómago: **Fritillaria formica** (fig. 269-8).

19A) Cuerpo ovalado y aplanado dorsoventralmente. Testículo en forma de herradura con la concavidad hacia adelante. Dos ovarios situados uno en cada extremo de los brazos de la herradura: **Fritillaria gracilis** (fig. 269-10).

20) Tronco alargado y estrecho . . . . . (21

20A) Tronco aproximadamente ovalado. Ovario arrosariado rodeando un testículo aplanado y cóncavo: **Fritillaria fraudax** (fig. 269-9).

21) Ovario esférico seguido de un testículo cilíndrico, ambos alineados en la línea media: **Fritillaria haplostoma** (fig. 269-11).

21A) Ovario en rosario rodeando a un testículo cilíndrico: **Fritillaria aequatorialis** (fig. 269-3).

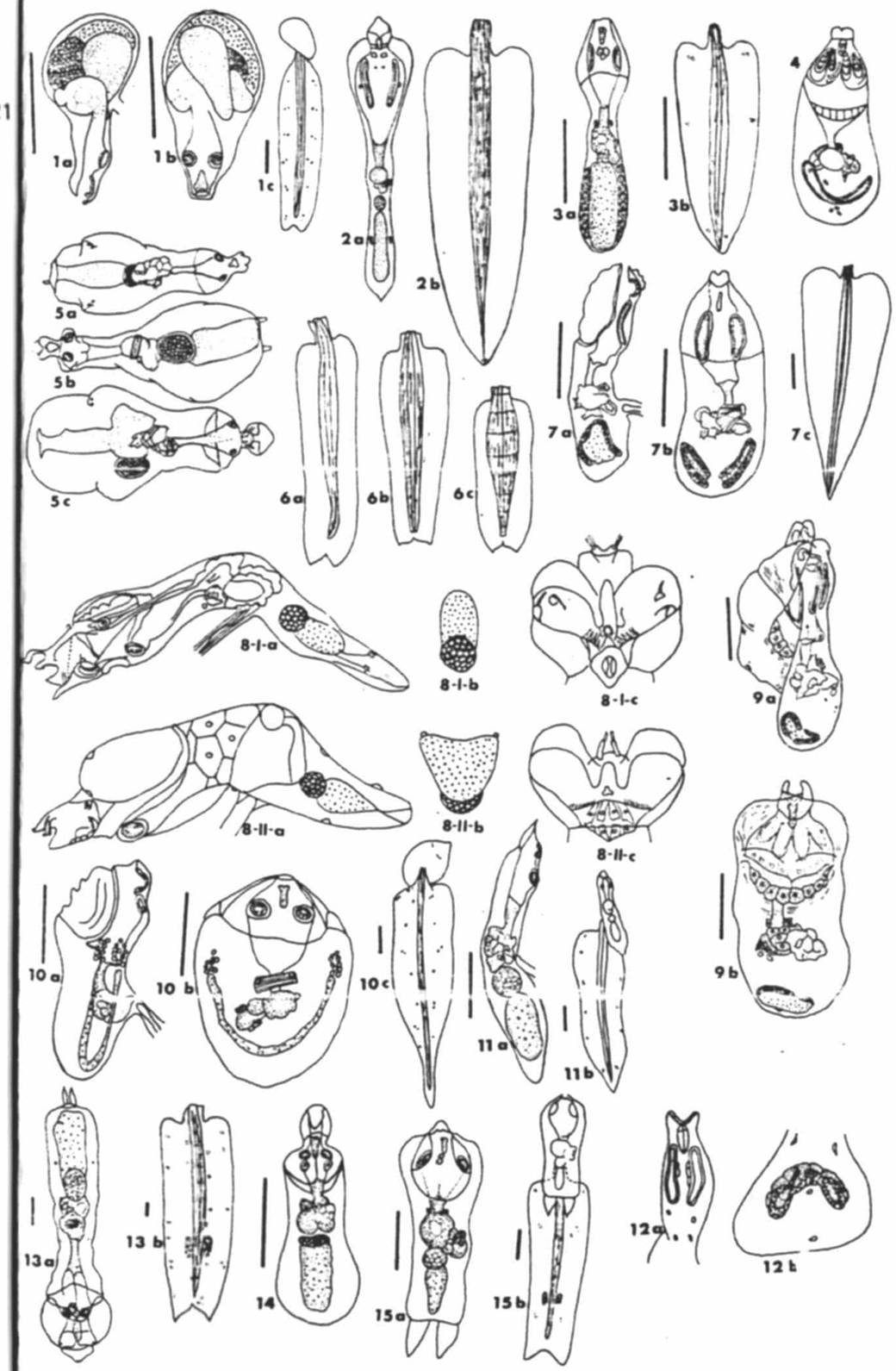


Fig. 269. Appendicularia. (Ver referencias en p 827).

Fig. 269. Appendicularia.

(Ver referencias en p 827).

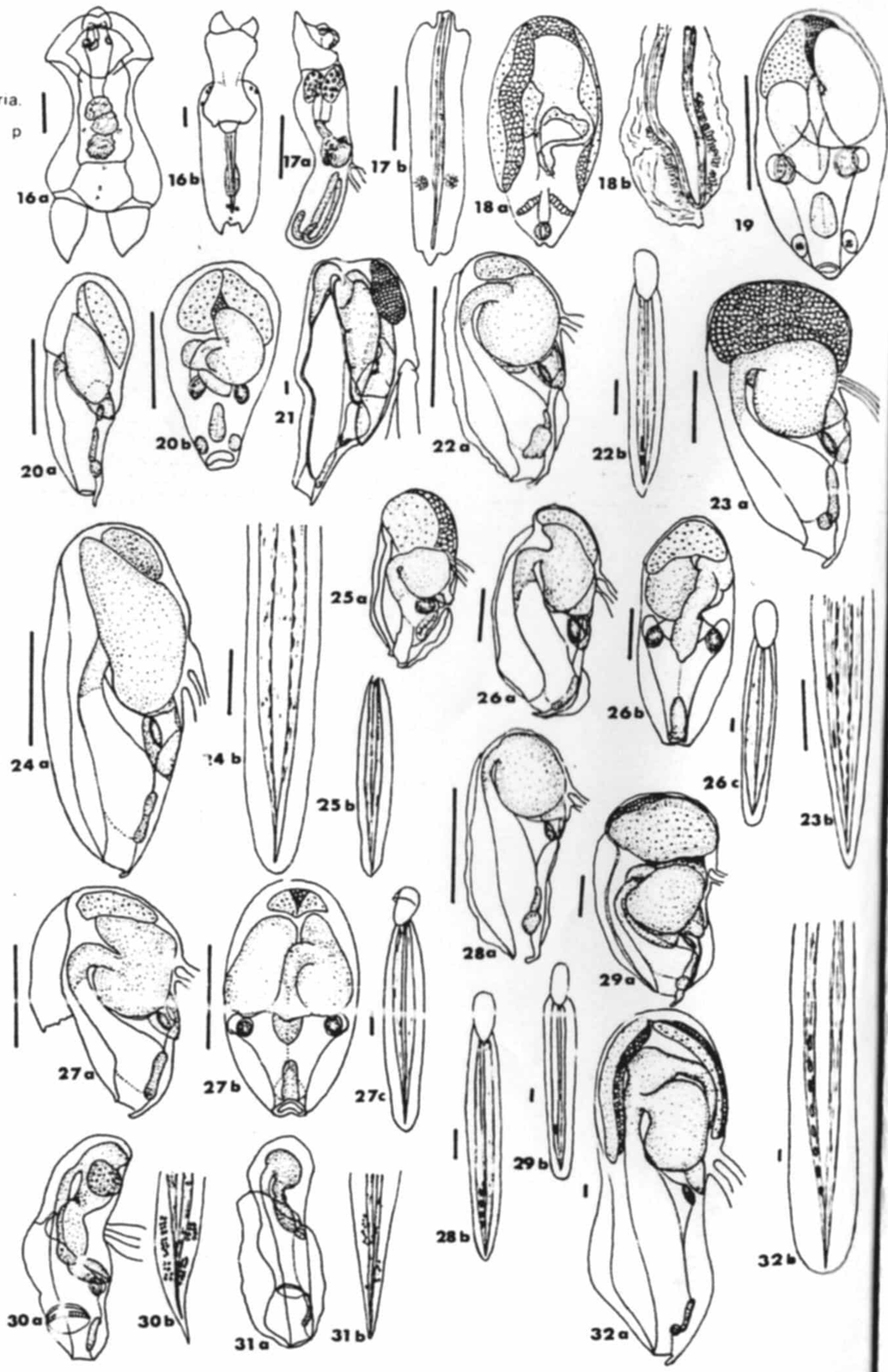


Fig. 269. Appendicularia.

1) *Appendicularia sicula*, a: tronco en vista lateral izquierda, b: tronco en vista ventral, c: aspecto general; 2) *Fritillaria aberrans*, a: tronco en vista ventral, b: cola; 3) *Fritillaria aequatorialis*, a: tronco en vista dorsal, b: cola; 4) *Fritillaria antarctica*, tronco en vista dorsal; 5) *Fritillaria borealis*, a: tronco de la forma *typica* en vista dorsal, b: tronco de la forma *intermedia* en vista ventral, c: tronco de la forma *sargassi* en vista ventral; 6) *Fritillaria borealis*, a: cola de la forma *typica*, b: cola de la forma *intermedia*, c cola de la forma *sargassi*; 7) *Fritillaria charybdae*, a: tronco en vista lateral derecha; b: tronco en vista ventral, c: cola; 8) *Fritillaria formica*, I: forma *tuberculata*, II: forma *digitata*, a: tronco en vista lateral izquierda, b: gónadas maduras, c: detalle de la región oral; 9) *Fritillaria fraudax*, a: tronco en vista lateral derecha, b: tronco en vista dorsal; 10) *Fritillaria gracilis*, a: tronco en vista lateral derecha, b: tronco en vista ventral, c: aspecto general; 11) *Fritillaria haplostoma*, a: tronco en vista lateral derecha, b: aspecto general; 12) *Fritillaria helenae*, a: vista ventral de la parte anterior del tronco, b: cavidad genital; 13) *Fritillaria megachile*, a: tronco en vista ventral, b: cola; 14) *Fritillaria messanensis*, tronco en vista ventral; 15) *Fritillaria tenella*, a: tronco en vista dorsal, b: aspecto general; 16) *Fritillaria venusta*, a: tronco en vista dorsal, b: aspecto general; 17) *Tectillaria fertilis*, a: tronco en vista lateral derecha, b: cola; 18) *Althoffia tumida*, a: tronco en vista dorsal, b: extremo de la cola; 19) *Folia gracilis*, tronco en vista dorsal; 20) *Folia mediterranea*, a: tronco en vista lateral izquierda, b: tronco en vista dorsal; 21) *Megalocercus abyssorum*, tronco en vista lateral izquierda; 22) *Oikopleura cophocerca*, a: tronco en vista lateral izquierda, b: aspecto general; 23) *Oikopleura dioica*, a: tronco de una hembra en vista lateral izquierda, b: extremo de la cola; 24) *Oikopleura fusiformis*, a: tronco en vista lateral izquierda, b: extremo de la cola; 25) *Oikopleura gracilis*, a: tronco en vista lateral izquierda, b: cola; 26) *Oikopleura intermedia*, a: tronco en vista lateral izquierda, b: tronco en vista ventral, c; aspecto general; 27) *Oikopleura longicauda*, a: tronco en vista lateral izquierda, b: tronco en vista dorsal, c; aspecto general; 28) *Oikopleura parva*, a: tronco en vista lateral izquierda, b: aspecto general; 29) *Oikopleura rufescens*, a: tronco en vista lateral izquierda, b: aspecto general; 30) *Pelagopleura australis* a: tronco en vista lateral izquierda; b: extremo de la cola; 31) *Pelagopleura oppressa*, a: tronco en vista lateral izquierda, b: extremo de la cola; 32) *Stegosoma magnum*, a: tronco en vista lateral izquierda, b: extremo de la cola. Todas las escalas representan 0,25 mm.

(1, 2, 7, 8, 10, 11, 14, 16, 19, 20, 22, 29: según Fenaux, 1967; 3: según Tokioka, 1964; 4, 12, 30: según Lohmann y Buckmann, 1926; 5, 6, 9, 13 según Lohmann, 1896; 21: según Fenaux, 1964; 23, 24, 32: original; 31: según Lohmann, 1931).